

QL
801
G25

JAHRBUCH FÜR
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
ERSTE ABTEILUNG

GEGENBAURS MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve



Unter Mitwirkung der Professoren

Dr. A. DABELOW in Mainz, Dr. D. STARCK in Frankfurt/Main
Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg/Lahn



HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. H. BECHER
MÜNSTER/WESTF.

UND

PROF. DR. G. HERTWIG
HALLE (S.)



100. BAND

MIT 6 TAFELN, 277 ABBILDUNGEN UND 41 TABELLEN



LEIPZIG 1960
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT
GEEST & PORTIG K.-G.



Digitized by the Internet Archive
in 2024

Inhalt des hundertsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben im Mai 1959

<i>Helmut Becher</i> , Geleitwort zum 100. Geburtstag des Morphologischen Jahrbuches. Mit 6 Abbildungen	1
<i>Konrad Senglaub</i> , Vergleichende metrische und morphologische Untersuchungen an Organen und am Kleinhirn von Wild-, Gefangenschafts- und Hausenten. Mit 15 Abbildungen	11
<i>Heinrich Groß</i> und <i>Elfriede Kaltenböck</i> , Balkenmangel bei hereditärem, hypersekretorischem Hydrocephalus. Mit 5 Abbildungen	63
<i>Alfred Gisel</i> , Genese und chirurgische Bedeutung einer seltenen Varietät im Halsteil der Arteria vertebralis nebst Bemerkungen zur Nomenklatur der segmentalen Arterien. Mit 5 Abbildungen	81
<i>Stefan Engel</i> , Rudimentary Mammalian Lungs. With 19 figures	95
<i>Aristotel Kaneff</i> , Beitrag zur Morphologie und Ausbildung des M. ext. digitorum lateralis bei einigen fünffingrigen Säugern (<i>Felis domestica</i> , <i>Canis familiaris</i> , <i>Orietolagus cuniculus</i> und <i>Rattus rattus</i>). Mit 9 Abbildungen und 1 Tabelle	115
<i>Hans-Hermann Loetzke</i> , Über Bau und Spannungsverhältnisse am M. plantaris und Soleusbogen des menschlichen Unterschenkels. Mit 7 Abbildungen	131
<i>Hans-Joachim Schiller</i> , Das Herz des Löwen (<i>Felis leo</i> L.) Beitrag zur Anatomie des Carnivorenherzens. Mit 5 Abbildungen und 6 Tabellen	163
Buchbesprechung	185

Zweites Heft

Ausgegeben im August 1959

<i>Hans Joachim Clemens</i> , <i>Hans René Rufer</i> und <i>Jochen Thierfelder</i> , Das postnatale Lungenwachstum (Untersuchungen an der Albinoratte). Mit 1 Abbildung und 4 Tabellen	189
<i>Petro Amat Muñoz</i> , Vergleichende Untersuchungen zur endocranialen Morphologie und zur craniocerebralen Topographie von Giraffe und Okapi (Mammalia, Paraxonie, Pecora, Giraffoidea). Mit 14 Abbildungen und 2 Tabellen	213

<i>Eleonore Bergenthal</i> und <i>Ludwig Keller</i> , Untersuchungen am Skelettmuskel. 1. Mitteilung: Der Bau des Musculus rectus abdominis des Menschen. Eine Untersuchung der räumlichen Anordnung der Muskelfaserbündel. Mit 12 Abbildungen und 1 Tabelle	265
<i>Gustav Berlis</i> und <i>Ludwig Keller</i> , Untersuchungen am Skelettmuskel. 2. Mitteilung: Der Bau des Primärbündels. Eine Untersuchung der räumlichen Anordnung der Muskelfaser. Mit 13 Abbildungen ...	297
<i>H.-A. Freye</i> , Schädelstudien an heimischen Wassernagern. Vergleichende und funktionelle Kraniologie von <i>Castor fiber</i> , <i>Ondatra zibethica</i> , <i>Arvicola terrestris</i> und <i>Myocastor coypus</i> . Mit 8 Abbildungen und 4 Tabellen	322

Drittes Heft

Ausgegeben im Januar 1960

<i>Richard N. Wegner</i> , Das Os interparietale als integrierender Bestandteil der Säuger- und Theromorphenschädel. Mit 6 Tafeln und 19 Abbildungen	375
<i>Walter Doerfler</i> , Morphologische Beiträge zum Rückstrom des venösen Blutes im Pfortadergebiet. Mit 25 Abbildungen.....	420
<i>Walter Doerfler</i> , Wirbelbildung in den Mesenterialvenen. Mit 10 Abbildungen und 6 Tabellen	459
<i>Hans Lupp</i> , Ein Beitrag zur Innervation der Colonspirale der Bisamratte (<i>Ondatra zibethica</i> L.). Mit 5 Abbildungen	479
<i>Aristotel Kaneff</i> , Vergleichend-morphologische Untersuchung des Fingerstreckers, <i>M. extensor digitorum</i> , beim Menschen und einigen Säugern. Mit 11 Abbildungen und 3 Tabellen	488
<i>Heinrich Groß</i> und <i>Elfriede Kaltenbäck</i> , Neue Erkenntnisse über die Formalgenese der echten Porencephalie. Mit 6 Abbildungen.....	517
<i>Alexander Puff</i> , Die funktionelle Bedeutung des elastisch-muskulären Systems in den Kranzarterien. Mit 11 Abbildungen	546

Viertes Heft

Ausgegeben im April 1960

<i>Dietrich Starck</i> , Das Cranium eines Schimpansenfetuses (<i>Pan troglodytes</i> [Blumenbach 1799]) von 71 mm SchStlg., nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten (Beitrag zur Kenntnis des Primatencraniums II). Mit 30 Abbildungen und 3 Tabellen	555
--	-----

<i>Aristotel Kaneff</i> , Beitrag zur Morphologie des <i>M. extensor digitorum profundus</i> bei manchen fünffingerigen Säugern (<i>Felis domestica</i> , <i>Canis familiaris</i> , <i>Oryctolagus cuniculus</i> und <i>Rattus rattus</i>). Mit 7 Abbildungen und 4 Tabellen	648
<i>Werner Lierse</i> , Die Anordnung der Gefäße in der <i>Cervix uteri</i> des Menschen. Mit 5 Abbildungen	666
<i>Gert Horst Schumacher</i> und <i>Helmut Rehmer</i> , Morphologische und funktionelle Untersuchungen an der Kaumuskulatur von <i>Oryctolagus</i> und <i>Lepus</i> . Mit 12 Abbildungen	678
<i>H. Hofer</i> , Vergleichende Untersuchungen am Schädel von <i>Tupia</i> , <i>Varanus</i> und <i>Varanus</i> mit besonderer Berücksichtigung ihrer Kinetik. Mit 9 Abbildungen	706
<i>Paul Dziallas</i> und <i>Herbert Lippert</i> , Über umwegige Entwicklungsvorgänge an den Wirbelkörpern des Menschen. Mit 7 Abbildungen und 7 Tabellen	747
Buchbesprechung	770

Geleitwort
zum 100. Bande des Morphologischen Jahrbuches

Von
H. Becher

Vor dreiundachtzig Jahren, 1876, erschien im Verlage von Wilhelm Engelmann, Leipzig, eine neue Zeitschrift:

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR IN HEIDELBERG.

ERSTER BAND.

MIT 27 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN UND 4 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1876.

Seit 1858 hatte Carl Gegenbaur als Ordinarius der Anatomie und Zoologie beide Wissensgebiete an der Universität Jena vertreten, 1862 aber die Zoologie an Ernst Haeckel abgegeben, um sich ganz der menschlichen und vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte zu widmen. 1873 war Gegenbaur als Nachfolger von Friedrich Arnold einem Rufe auf den Lehrstuhl der Anatomie nach Heidelberg gefolgt. Drei Jahre nach dieser Übersiedlung gründete Gegenbaur das Morphologische Jahrbuch.

Als Herausgeber eröffnete er den ersten Band der neuen Zeitschrift mit einer Abhandlung „Die Stellung und Bedeutung der Morphologie“. In diesem Aufsatz gibt er der Zeitschrift die gedankliche Wegrichtung, die Idee und den Stil, so, wie der Baumeister in seinem Entwurf Plan und Stilrichtung des Bauwerks bestimmt. Und derart, wie Baustile Ausdruck geistesgeschichtlicher Konstellation ihrer Epoche sind, ist auch die Ausrichtung der neuen Zeitschrift durch die vorherrschenden Problemstellungen der damaligen biologischen Forschung bestimmt.

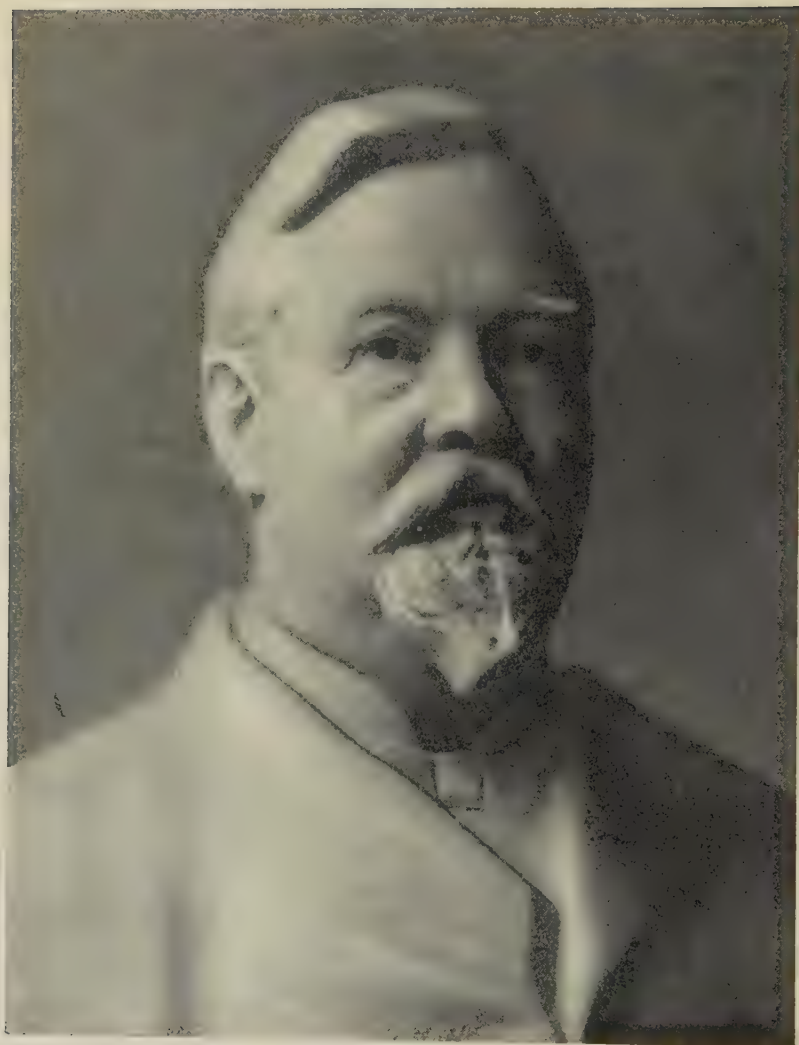
Es soll „eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ sein, und Carl Gegenbaur, einer der führenden und verdienstvollen Forscher dieser Arbeitsrichtungen, gibt in seinem einleitenden, heute noch sehr lesenswerten Aufsatz genaue Definitionen dieser Arbeitsgebiete, umreißt ihre Aufgaben und Zielrichtungen, ihre Zusammenhänge und Verzahnungen mit anderen naturwissenschaftlichen Disziplinen. Er entwickelt den Begriff Morphologie als organische Formenlehre, als Wissenschaft vom Zusammenhang der organischen Formen. „So schließt sich die Anatomie in ihrem weitesten Umfange mit der Entwicklungsgeschichte zu einem einheitlichen Ganzen ab, eben der Morphologie, welche die Organisation in ihrem allmählichen Werden wie in ihrem vollendeten Zustande nach ihren formalen Beziehungen kennen lehrt und in den Erscheinungsreihen das Walten gesetzmäßiger Vorgänge aufdeckt. Sie steht damit der Physiologie gegenüber, aber nicht entgegen, die mit anderen Methoden andere Aufgaben löst.“ Anatomie, vergleichende Anatomie, Histologie, mikroskopische Anatomie, Entwicklungsgeschichte als Ontogenie, Phylogenie, Palaeontologie wie auch Geologie tragen die Bausteine zu den Fundamenten und Stützen der Entwicklungslehre. Die Tatsachen zusammenhangloser Einzelforschung bleiben unverwertet, „wenn sie nicht synthetisch erfaßt und untereinander in logische Verbindung gebracht werden. Dies geschieht durch die Morphologie“.

Auch Hypothesen dürfen als Erklärungsversuche und zum Verständnis der Probleme wie zur Deutung gefundener Tatsachen herangezogen werden. „Es gäbe keine Naturwissenschaft, wenn ihre Existenzbedingung an den Ausschluß der Hypothese geknüpft wäre.“ Das gilt auch für den damals noch ungeklärten Begriff der Vererbung oder für andere Erscheinungen, die sich der Erkenntnis oder klarer Begriffsbestimmung noch entziehen. „Sollen wir etwa deshalb nicht von Zeugung oder Fortpflanzung sprechen, weil uns auch hierfür die letzten Ursachen dunkel sind?“ — Und gleichsam wie eine Antwort darauf erscheint in diesem ersten Bande der neuen Zeitschrift die klassische Arbeit von Oskar Hertwig „Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“.

Im Zusammenhang mit der damals heftig umstrittenen Entwicklungslehre, deren feste Stützen die durch die Anatomie und Entwicklungsgeschichte errungenen Erfahrungen sind, hält Gegenbaur den zahlreichen Gegnern dieser Lehre die sichere Gewißheit entgegen: „denn das ist das legitime Zeichen einer mächtigen Idee, daß ihr Eintritt in die Welt nicht allseitiger Zustimmung begegnet, nicht mit lautem Beifall begrüßt wird. Zum Kampfe gerüstet tritt sie auf die Bahn, und am Widerstande ihre Kraft erprobend, ebnet sie sich langsam zwar, aber sicher siegend ihre Wege. Diese Bedeutung der Morphologie kann als eine unverkennbare Marke ihres Werthes gelten“.

Carl Gegenbaur hat fast 29 Bände des Morphologischen Jahrbuches herausgegeben. 1902 hatte ihn zunehmende Kränklichkeit veranlaßt, die Weiterführung der Zeitschrift an seinen früheren Schüler und Prosektor, Prof. Dr. Georg Ruge, der damals Direktor des Anatomischen Institutes in Zürich war, weiterzugeben. Das 2./3. Heft des 31. Bandes (1903) erschien mit schwarzem Trauerband und enthält auf seiner ersten Seite die Anzeige vom Tode Carl Gegenbaurs am 14. Juni 1903.

Vom 30. Bande (1902) ab trägt die Zeitschrift zu Ehren ihres Begründers den Namen „Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch“. Der 35. Band (1906) enthält den Nachruf auf Carl Gegenbaur, verfaßt von seinem Schüler und Nachfolger auf dem Lehrstuhl, Max Fürbringer. Zugleich mit dem Nachruf erstattet Fürbringer den Festbericht über die Enthüllung der im Anatomischen



C. Gegenbauer -

Institut in Heidelberg aufgestellten Marmorbüste¹ des Verstorbenen, nach der das diesem Geleitwort beigegebene Bild angefertigt wurde.

Georg Ruge hat 21 Bände der Zeitschrift herausgegeben (Bd. 29/4 bis 50, von 1903 bis 1919) und durch seine eigenen, sehr wertvollen vergleichend-anatomischen Beiträge bereichert. Er verstarb am 20. Januar 1919.

Nach einer zeitbedingten Lücke von 1919 bis 1921 übernahm Ernst Göppert, ebenfalls aus der Heidelberger Schule Gegenbaurs stammend und derzeit Direktor des Anatomischen Institutes in Marburg/Lahn, die Zeitschrift mit dem 51. Bande (1921) und leitete sie bis zum 85. Bande (1941). Im Jahre 1924 erfolgt vom Bande 53 ab eine Unterteilung der Zeitschrift in eine 1. Abteilung: „Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch“ und eine 2. Abteilung: „Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung“. Beide Abteilungen erscheinen unter der gemeinsamen Überschrift: „Jahrbuch für Morphologie und mikroskopische Anatomie“. An dieser Grenze, von Bd. 52 (1923) zu Bd. 53 (1924), geht die Zeitschrift (beide Abteilungen) in die Betreuung der „Akademischen Verlagsgesellschaft mbH Leipzig“ über.

Der Herausgeber der „Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung“, Hermann Stieve, begründet im Geleitwort des 1. Bandes (1924) die Teilung. Das „Archiv für mikroskopische Anatomie“ (Max Schultze) hatte 1894 auch die Entwicklungsgeschichte in den Namen aufgenommen. Nach dem Tode der beiden Herausgeber O. Hertwig und W. Waldeyer wurde es mit dem „Archiv für Entwicklungsmechanik“ (W. Roux) vereint. „Eine Verschmelzung zweier so verschiedener Forschungsgebiete, wie es Entwicklungsmechanik und mikroskopische Anatomie, ungeachtet der gemeinsamen Berührungspunkte, nun einmal sind, mußte zum Nachteil des einen oder anderen Forschungszweiges ausgehen.“ So fehlte es nach der Meinung von H. Stieve an einer Zeitschrift, die selbständig das Gebiet der mikroskopischen Anatomie vertritt, eine Lücke, die die neue Zeitschrift ausfüllen soll. Es erschien angezeigt, diese „an eine schon bestehende, bewährte, ältere anzuschließen, als selbständiges Glied zwar, jedoch dem Namen nach mit ihr verbunden. Herr Prof. Göppert in Marburg hat sich bereit

¹ Von dem Bildhauer Prof. C. SEFFNER in Leipzig, der mehrere Büsten von bekannten Gelehrten und Künstlern seiner Zeit geschaffen hat.



Georg Ruge



Ernst Göppert



Alfred Benninghoff



Hermann Stieve

erklärt, meine Neugründung dem von ihm geleiteten Morphologischen Jahrbuch anzugliedern ...“

Mit dem 86. Bande (1941) geht die Schriftleitung des Morphologischen Jahrbuches an Alfred Benninghoff, der in diesem Jahre als Nachfolger von H. Becher den Lehrstuhl der Anatomie in Marburg/Lahn übernommen hatte. Bei der Weiterführung unseres Vergleiches der Zeitschrift und ihrer Forschungsrichtung mit einem Bauwerk und seinem Baustil sei daran erinnert, daß an Bauwerke früherer Stilperioden Anbauten und Erweiterungen in neuen Stilarten erfolgten und romanischen oder gotischen Bauten barocke Kapellen oder Renaissance-Giebel und -Erker in vollendeter Harmonie hinzugefügt wurden. Zu Benninghoffs Schaffenszeit und gerade durch ihn in besonderer Weise inauguriert und mitgeschaffen, war die funktionelle Anatomie zu einer Forschungs- und Arbeitsrichtung der neuen Anatomie geworden. Benninghoff hat als Herausgeber dem Bauwerk der Zeitschrift eine bereichernde Erweiterung und einen Ausbau in einer neuen Stilart hinzugefügt, in der sich der fruchtbare Vorstoß einer neuen naturwissenschaftlichen Denkweise und Forschungsrichtung spiegelt. So erscheint in den Jahren der Schriftleitung durch A. Benninghoff, zum ersten Male im Band 87 (1942), die Zeitschrift unter dem Titel „Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch und Beiträge zur Anatomie funktioneller Systeme“.

Mit einer solchen Betrachtungsweise ist eine bedeutende Annäherung und eine tragfähige Brücke zwischen Anatomie und Physiologie gefunden, die zwei Wege gehen und doch das gleiche Ziel suchen. In allen Fachgebieten der modernen Forschung ist eine zunehmende, vielfach beklagte, aber unvermeidliche und in ihrem Ergebnis fruchtbare Spezialisierung und Differenzierung in Teilgebiete vor sich gegangen und im weiteren Fortschreiten begriffen. Neue Fächer erringen ihre berechtigte Selbständigkeit. Die wissenschaftliche Front liegt an den Grenzgebieten, an denen und um die sich immer eine argwöhnische Behütung und Verteidigung der vermeintlichen eigenen Rechte, aber auch der belebende Ansporn und der befruchtende Austausch im geistigen wie im geographischen Raume abspielen. Diese Entwicklung führt zu einem tiefgreifenden Strukturwandel der Universitäten und macht nicht Halt an den Grenzen der herkömmlichen Fächer und klassischen Fakultäten. Sie führt dazu, daß Studienordnungen auf ewig unvollendet bleiben und

Prüfungsbestimmungen von kurzfristiger Gültigkeit sind. Sie hat weiterhin zur Folge, daß die Zeitschriften den publizistischen Niederschlag nach seiner Art nicht mehr einzubeziehen und nach seiner Menge nicht mehr zu fassen vermögen und somit Neugründungen von Zeitschriften für die entstandenen Fächer und Sondergebiete erforderlich werden. Das gilt auch für ein so konservatives, ja für abgeschlossen gehaltenes Forschungsgebiet wie die Anatomie. Aber die Tendenz zur Ausweitung und Gliederung hat nicht zu einer gefürchteten Entfremdung und unfruchtbaren Zersplitterung der Teilgebiete geführt, vielmehr hat die vielseitige Anstrahlung der Probleme eine großartige, erhellende Überwölbung und weitsichtige Überschau der Forschungsvorhaben ermöglicht. In der Zusammenarbeit von Wissenschaftlern verschiedener Forschungsrichtungen und von Arbeitskreisen mit gleicher Zielsetzung werden Ergebnisse gewonnen, die dem einzelnen von seiner Sicht aus zu erzielen unmöglich wäre. So sind die Wissensgebiete mehr denn je aufeinander angewiesen, wenn ihre Forschungsbemühungen fruchtbar werden sollen. In der Anatomie, Physiologie, physiologischen Chemie und Biochemie zeigen sich die Bestrebungen zur Zusammenarbeit immer deutlicher, sei es darin, daß sich Arbeitsgemeinschaften von Forschern dieser Gebiete bilden, sei es, daß die Problemstellung von vornherein nur eine Lösung auf breiter biologischer Basis verspricht.

Mehrfach haben Weltkriege und politische Ereignisse das regelmäßige Erscheinen der Zeitschrift gestört und kürzere oder längere Unterbrechungen verursacht. Nach mehrjähriger Einstellung erschien der Band 90 des Morphologischen Jahrbuches (1951), in welchem H. Stieve neben A. Benninghoff als Herausgeber hinzutritt. Am 23. März 1945 war der verdienstvolle Herausgeber Ernst Göppert gestorben, dem zu seinem 65. Geburtstage Freunde und Schüler unter der Redaktion von Hans Bluntschli, damals in Frankfurt/Main, zwei ansehnliche Festbände (Bd. 66/67 — 1931) gewidmet hatten. Am 6. September 1952 verstarb Hermann Stieve, dem W. Kirsche im 93. Bande (1954) einen Nachruf widmete. In demselben Bande erscheint der Nekrolog von K. Niesing auf Alfred Benninghoff, der am 18. Februar 1953 entschlafen war. Unter Benninghoffs Leitung sind sieben Bände erschienen. Der Bd. 91 (1951) sowie die Hefte 1/2 von Bd. 92 (1952) waren Benninghoff von Kollegen, Freunden und Schülern zu seinem 60. Geburtstag mit einem Vorwort von A. Dabelow

gewidmet worden. Nach Benninghoffs Tode wurde seine Herausgeberarbeit von K. Niessing zu Ende geführt, der sich dadurch um die Kontinuität des Morphologischen Jahrbuchs große Verdienste erworben hat. Mit dem zweiten Heft des 93. Bandes (1954) haben die jetzigen Herausgeber, unter der ständigen Mitwirkung von A. Dabelow, K. Goerttler, K. Niessing und D. Starck, ihre Arbeit aufgenommen. Mehrmals sind in unserer Zeitschrift Festschriften zu Ehren verdienstvoller Wissenschaftler erschienen, zuletzt für Otto Veit (Bd. 94 und 95 1955) und für Günther Hertwig (Bd. 99 — 1958).

Zur Vorbereitung dieses Geleitwortes habe ich die Bände unserer Zeitschrift erneut durchgeblättert, um die erwähnenswerten Daten ihres Werdeganges festzustellen. Dabei habe ich den unmittelbaren und stark wirkenden Eindruck von dem Maße wissenschaftlicher Arbeit und der grundlegenden Bedeutung der Forschungsergebnisse bekommen, die in diesen Bänden enthalten sind. Die Zeilen dieses Geleitwortes sind nicht der Ort, eine ausführliche Darstellung und Kennzeichnung des wissenschaftlichen Gehaltes der bisherigen Bände zu geben. Ich habe aber die Überzeugung gewonnen, daß es an Hand des in den Bänden niedergelegten Wissensgutes möglich wäre, eine Geschichte der behandelten Forschungsgebiete in den letzten (rund) 100 Jahren zu schreiben. Mehr als acht Jahrzehnte ist das Morphologische Jahrbuch das angesehene und in Fachkreisen verbreitete Publikationsorgan für Arbeiten auf dem Gebiete der Anatomie, vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Das ist es bis heute geblieben, und es wird von inländischen und ausländischen Autoren zur Veröffentlichung gerne benutzt. Dem Fachmann bedeutet es eine Freude, in dem Morphologischen Jahrbuch grundlegende Arbeiten namhafter Autoren früherer Generationen zu finden und die meisterhaften, meist von den Forschern selbst gezeichneten und drucktechnisch hervorragend auf Tafeln wiedergegebenen Abbildungen zu bewundern, die in die gebräuchlichen Lehrbücher unserer Fachgebiete Eingang gefunden haben. Auch das Textstudium in den alten Bänden bietet, über den fachlichen Inhalt hinaus, einen literarischen Genuß. Man empfängt den Eindruck von der Gründlichkeit der Arbeiten und der Zuverlässigkeit ihrer Ergebnisse. Die Arbeiten sind durchweg umfangreich. Die Darstellung erfolgt in aller Vollständigkeit, Sorgfalt und Ausführlichkeit. Die Klarheit des Satzbaues ist Zeichen einer großen Beherrschung der Sprache in der Verwendung zur schriftlichen Aus-

sage. Diese klassischen Arbeiten sind Ausdruck einer letzten Ausreifung geistiger Arbeit und eines geruhsamen Zeithabens.

Die Zeitschrift bietet in Wort und Bild ein eindrucksvolles Dokument von den Problemen, Entdeckungen und Fortschritten auf den Gebieten der menschlichen und vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte. Trotz der wissenschaftlichen Erfolge, Einsichten und Ergebnisse, von denen diese Bände berichten, ergeht auch heute noch an uns die Aufforderung, die Carl Gegenbaur vor 83 Jahren niederschrieb: „zum Ausbau des Begonnenen rüstig Hand anzulegen, das Angefangene zu fördern und der Vollendung entgegenzuführen“. Denn „für Vieles ist kaum der Grundstein gelegt, Anderes bietet nur ein provisorisches Gerüstwerk und nur Weniges erscheint bereits unter Dach und Fach, so daß wir das Ganze in seinem Umriß zu erkennen vermögen“.

Möge das Morphologische Jahrbuch auch mit dem Eintritt in das zweite Hundert seiner Bandfolge ein Forum sein und bleiben, von dem das fundamentale Wissensgebiet der Morphologie — das wie ehemals so heute und in Zukunft ein unerschöpflicher Born zur Erkenntnis und zum Verständnis der Rätsel und Wunder des Lebendigen bleiben wird — eine weite und wirkungsvolle Ausstrahlung findet.

Herausgeber und Verlag danken den Mitarbeitern und Autoren, deren Forschen und Wirken die Zeitschrift nährt und erhält und bitten die wissenschaftlich Schaffenden, die sich der Morphologie verpflichtet und verbunden fühlen, auch weiterhin um ihren Einsatz und Dienst am gemeinsamen Werk.

Vergleichende metrische und morphologische Untersuchungen an Organen und am Kleinhirn von Wild-, Gefangenschafts- und Hausenten

Von
K. Senglaub

Mit 15 Abbildungen

(Eingegangen am 12. Juni 1957)

Inhaltsübersicht

Einleitung	12
I. Teil. Vergleichende Wägungen und Messungen an Organen	
Material und Methode.....	13
1. Das Körpergewicht.....	16
2. Das Herzgewicht.....	18
3. Das Lebergewicht.....	23
4. Das Kaumagengewicht	26
5. Die Darmlänge	27
6. Das Gehirngewicht	30
7. Die Gehirnform	34
II. Teil. Untersuchungen am Kleinhirn	
Vorbemerkung	37
1. Gliederung des Vogelkleinhirns und Nomenklatur.....	37
2. Vergleichende morphologische Untersuchungen an Kleinhirnen von Stockenten, in Gefangenschaft aufgezogenen Stockenten und Hausenten	40
3. Besprechung der Ergebnisse.....	52
Zusammenfassung	57
Schrifttum	60

Einleitung

Vergleichende Untersuchungen an Organen von Haustieren und ihren wilden Stammformen oder nahe verwandten Wildtierarten liegen in größerer Zahl vor. Die Ergebnisse dieser Arbeiten haben dazu beigetragen, über Umfang, Richtung und Charakter der Abänderungen im Zustande der Domestikation Erkenntnisse zu sammeln und die Frage der Kausalität der Domestikationserscheinungen einer Klärung zuzuführen (Herre, 1950, 1955).

Vergleichende Untersuchungen an Organen von freilebenden und in Gefangenschaft aufgezogenen Wildtieren sind weitaus seltener durchgeführt worden. Das bemerkenswerte Resultat dieser Untersuchungen besteht darin, daß bei Gefangenschaftstieren mitunter Abänderungen auftreten, die deutlich in Richtung auf Zustände weisen, wie sie für Haustiere charakteristisch sind, und bei diesen das Ergebnis langjähriger Domestikationswirkung darstellen (Klatt, 1933).

Herr Prof. Dr. Wetzel wies mich darauf hin, daß es wünschenswert sei, für vergleichend-anatomische Untersuchungen, die dem Domestikationsproblem gewidmet sind, eine Tierart zu wählen, von der sowohl Vertreter der Hausrassen und der wilden Stammform als auch in Gefangenschaft aufgezogene Individuen der Stammform in ausreichender Zahl verfügbar sind, und empfahl mir deshalb Stock- und Hausenten zu nehmen. Diese erschienen auch insofern als günstige Objekte, als die Abstammung unproblematisch ist und seit Darwin die monophyletische Abstammung der Hausenten von der Stockente als erwiesen gilt.

Während in Gefangenschaft aufgezogene Stockenten bisher noch nicht in den Kreis vergleichender Betrachtungen einbezogen wurden, haben an wildlebenden Stockenten und an Hausenten bereits Darwin (1868), später Timmann (1919) vergleichende Wägungen und Messungen durchgeführt. Darwins Untersuchungen betreffen vorwiegend das Extremitätenskelett, Timmann hat in seiner umfassenderen Arbeit sowohl Skelett und Skeletteile als auch verschiedene Muskeln und eine Reihe innerer Organe gemessen und gewogen. Die Arbeit von Jaeschke wurde mir erst nach Beendigung meiner Untersuchungen aus dem von Herre (1956) gegebenen Bericht bekannt.

Die mit der vorliegenden Arbeit begonnenen Untersuchungen an Stockenten und Hausenten sollen weiteres Faktenmaterial über die Wirkung von Domestikation und Aufzucht in Gefangenschaft beibringen.

I. Teil

Vergleichende Wägungen und Messungen an Organen von Stockenten, in Gefangenschaft aufgezogenen Stockenten und Hausenten

Material und Methode

Zur Verwendung kamen 11 Stockenten (5♂, 6♀), 14 in Gefangenschaft aufgezogene Stockenten (5 ♂, 9 ♀), 9 Khaki-Campbellenten (3 ♂, 6 ♀) und 6 Pekingenten (3 ♂, 3 ♀).

Die wildlebenden Stockenten wurden in der unmittelbaren Umgebung Leipzigs während der Monate Dezember und Januar der Jahre 1953/54 und 1954/55 gefangen oder mit Kugel (Kleinkaliber) geschossen. Es ist anzunehmen, daß es zu einem Teil Tiere sind, die aus nördlicheren Gebieten stammen und sich als Wintergäste in Mitteleutschland aufgehalten haben. Um jahreszeitlich bedingte physiologische Unterschiede nach Möglichkeit auszuschalten, wurden auch die Gefangenschaftstiere und die Hausenten während der gleichen Jahreszeit (November bis Januar 1953/54) bearbeitet.

Bei den Gefangenschaftstieren handelt es sich um Tiere, die aus eingesammelten Eiern erbrütet und wie Hausenten, zum Teil mit solchen zusammen, aufgezogen und gehalten worden waren; nur zwei dieser Tiere verbrachten ihr Leben in einem engen Gehege. Ich erhielt die Gefangenschaftstiere von verschiedenen Züchtern aus Gegenden Mitteleutschlands. Die Tiere waren sämtlich durch Amputation der Phalangen einer Hand oder durch Beschneiden der Schwungfedern des Flugvermögens beraubt. Unter dem Material befinden sich auch zwei Tiere, die der zweiten Gefangenschaftsgeneration angehören (s. Tabelle 1).

Es könnte sich der Einwand erheben, daß die Bezeichnung „Gefangenschaftstiere“ für die von mir bearbeiteten Stockenten nicht völlig zutreffend sei, da die meisten der Tiere nicht in Käfigen oder engen Gehegen gehalten wurden. Eine zu enge Begriffsbestimmung liegt aber nicht im Interesse der Sache; Begriffe wie „Gefangenschaftstier“, „Gefangenschaftswirkung“ usw. sind gebräuchliche Termini geworden (Klatt, 1933; Stephan, 1954b), und es erscheint berechtigt, als „Gefangenschaftstiere“ alle die Tiere zu bezeichnen, die im Gegensatz zu den „echten Haustieren“ erst während einer oder einiger weniger Generationen unter Bedingungen (Ernährungsweise, Bewegungsmöglichkeit usw.) leben, die weitgehend vom Menschen gestaltet sind.

Von Hausenten wurden als Vertreter einer leichten, auf Legeleistung gezüchteten Rasse Khaki-Campbellenten gewählt und als Vertreter einer schwereren Fleischrasse Pekingenten. Bei sämtlichen Exemplaren handelt es sich um anerkannte Zuchttiere, die nicht gemästet wurden.

Um Fehlerquellen, die durch ungleichmäßige Behandlung der Objekte bei der Durchführung der Untersuchung auftreten können, weitgehend auszuschalten, wurde die Bearbeitung in stets gleicher Reihenfolge in folgender Weise vorgenommen:

Die Tiere wurden lebend gewogen; bei geschossenen Wildtieren wurde $\frac{1}{2}$ bis 2 Stunden nach Abschluß das Gewicht bestimmt, Blutverlust war

nicht oder nur in geringem Umfang eingetreten. Die lebenden Tiere wurden dann dekapitiert und bluteten aus.

Unmittelbar am Foramen occipitale wurde das Rückenmark durchtrennt und das Gehirn durch Abtragung der gesamten Schädelkapsel freigelegt. Der Zeitpunkt der Gehirnpräparation wurde so gewählt, daß die Gehirne sämtlicher Tiere (auch der geschossenen) 3 bis 4 Stunden post mortem in die Fixierungsflüssigkeit (10%iges Formol) gebracht werden konnten. Um Beschädigungen zu vermeiden, erschien es zweckmäßig, auf der Oberseite des Kleinhirns und des besonders empfindlichen Hemisphaeriums die Dura mater zu belassen und das Gehirn nach Durchschneidung der basalen Hirnnerven unmittelbar in die Fixierungsflüssigkeit zu übertragen. Das Gewicht des zunächst sehr klein gewählten Gefäßes und seines Inhalts wurden vorher bestimmt, so daß sofort nach der Übertragung das Frischgewicht des Gehirns ermittelt werden konnte. Die Gehirne wurden dann in größere Gefäße mit Fixierungsflüssigkeit gebracht und in diesen aufbewahrt.

Nach Rupfung und Wägung des Gefieders wurden die inneren Organe (Herz, Magen, Leber, Gonaden) sowie das Depotfett der Leibhöhle gewogen und der Darm und seine Abschnitte unter Vermeidung von Dehnungen gemessen. Der gesamte Inhalt des Tractus intestinalis wurde darauf entfernt und ebenfalls gewogen.

Das Herz wurde vor der Wägung vom Perikard befreit, die Gefäße unmittelbar an der Austrittsstelle abgeschnitten, die Kammern durch einen Schnitt geöffnet und geronnenes Blut durch Auswaschen entfernt.

Für die Messungen benutzte ich Zirkel und Schieblehre, für die Organwägungen eine Analysenwaage. Auf die im einzelnen angewandten rechnerischen Methoden soll erst an entsprechender Stelle eingegangen werden.

Tabelle 1
Materialübersicht

Nr.	Gruppe	Geschlecht	Tötungsmonat	Alter	Bruttogewicht in g	Körpernettogewicht in g	Länge der Wirbelsäule in cm	Gehirngewicht in g
1	Wildtier	♂	XII	A	1374	1251	39,1	6,76
2	Wildtier		I	J	1265	1174	41,2	6,95
3	Wildtier		I	A	1259	1173	40,2	7,40
4	Wildtier		XII	J	1248	1110	39,6	6,78
5	Wildtier		XII	J	1050	965	37,5	6,65
Mittelwerte:					1239,2	1134,6	39,5	6,908
1	Wildtier	♀	I	J	1227	1141	34,8	6,09
2	Wildtier		I	J	1211	1112	33,0	6,18
3	Wildtier		II	A	1170	1044	36,1	6,18
4	Wildtier		XI	J	1124	1030	34,6	6,12
5	Wildtier		I	A	1092	986	36,5	6,20
6	Wildtier		XII	J	1039	970	34,8	5,92
Mittelwerte:					1143,8	1047,1	34,9	6,115

Nr.	Gruppe	Ge- schlecht	Tötungs- monat	Alter	Brutto- gewicht in g	Körper- netto- gewicht in g	Länge der Wirbel- säule in cm	Gehirn- gewicht in g
1	Gefangenschaftstier	♂	XI	2 Jahre	900	826	36,1	6,64
2	Gefangenschaftstier (Käfigtier)		XII	7 Monate	884	791	37,4	6,38
3	Gefangenschaftstier (2. Generation)		I	9 Monate	873	784	36,9	6,07
4	Gefangenschaftstier		I	8 Monate	860	766	36,0	6,35
5	Gefangenschaftstier		X	2 Jahre	831	747	34,9	6,25
Mittelwerte:					869,6	782,8	36,3	6,338
1	Gefangenschaftstier	♀	XI	2 Jahre	1079	945	34,1	6,10
2	Gefangenschaftstier		XII	8 Monate	840	769	32,5	5,55
3	Gefangenschaftstier		XI	7 Monate	815	747	33,3	5,74
4	Gefangenschaftstier		X	6 Monate	821	746	34,2	5,78
5	Gefangenschaftstier (2. Generation)		I	9 Monate	768	712	34,0	5,50
6	Gefangenschaftstier		I	9 Monate	780	710	33,5	5,78
7	Gefangenschaftstier (Käfigtier)		XII	7 Monate	732	666	32,7	5,74
8	Gefangenschaftstier		XII	7 Monate	717	659	33,6	5,51
9	Gefangenschaftstier		X	2 Jahre	712	636	33,8	5,66
Mittelwerte:					807,1	732,2	33,5	5,706
1	Khaki-Campbellente	♂	I	8 Monate	2160	1969	52,6	6,90
2	Khaki-Campbellente		XII	8 Monate	1900	1688	52,2	6,82
3	Khaki-Campbellente		I	8 Monate	1685	1561	50,4	6,55
Mittelwerte:					1915	1739,3	51,7	6,756
1	Khaki-Campbellente	♀	XII	8 Monate	1891	1638	45,9	6,36
2	Khaki-Campbellente		X	2 Jahre	1720	1552	44,2	6,32
3	Khaki-Campbellente		X	2 Jahre	1678	1525	46,6	6,32
4	Khaki-Campbellente		I	8 Monate	1646	1507	43,6	6,35
5	Khaki-Campbellente		XII	8 Monate	1571	1423	45,0	6,05
6	Khaki-Campbellente		XII	8 Monate	1454	1321	44,4	6,10
Mittelwerte:					1660	1494,3	44,9	6,250
1	Pekingente	♂	XI	7 Monate	2465	2199	52,3	6,52
2	Pekingente		XI	7 Monate	2350	2088	53,0	6,48
3	Pekingente		XII	8 Monate	2463	2010	53,1	6,32
Mittelwerte:					2426	2099	52,8	6,440
1	Pekingente	♀	XII	8 Monate	2425	2179	48,1	6,32
2	Pekingente		XII	8 Monate	2450	2092	49,1	6,21
3	Pekingente		XI	7 Monate	2238	1997	50,9	6,15
Mittelwerte:					2371	2089,3	49,4	6,226

1. Das Körpergewicht

Ein Vergleich der Werte für das „Bruttogewicht“ ergibt, daß die Pekingenten mit durchschnittlich 2398 g an erster Stelle stehen, dann die Khaki-Campbellenten mit 1745 g, die wildlebenden Stockenten (in den weiteren Ausführungen und in den Tabellen der Kürze halber als „Wildtiere“ bezeichnet) mit 1187 g und die Gefangenschaftstiere mit 829 g folgen.

Um bessere Vergleichsmöglichkeiten zu haben, wurde ein „Nettogewicht“ (vgl. Tabelle 1) durch Abzug der Gewichte von Inhalt des Tractus intestinalis, Gefieder und Depotfett der Leibeshöhle errechnet.

Während mir von den einzelnen Hausenten und Gefangenschaftstieren das Alter bekannt war, konnten bei den Wildtieren nur Tiere des ersten Lebensjahres (J) und Alttiere (A) unterschieden werden (s. Tabelle 1).

Wenn bei Wild- und Gefangenschaftstieren die Körpergewichte von Tieren des ersten Lebensjahres und Alttieren verglichen werden, so ergibt sich folgendes Bild:

Durchschnittliches Nettogewicht

	7—9 Monate alte Tiere	Alttiere	Differenz
Wildtiere	1071,7 g	1113,5 g	41,8 g
Gefangenschaftstiere	735,0 g	788,5 g	53,5 g

Es zeigt sich, daß die Unterschiede zwischen den Altersgruppen nicht sehr groß sind. Die Tabelle 1 läßt erkennen, daß auch die zwei unter den Hausenten befindlichen Alttiere keine Sonderstellung hinsichtlich des Körpergewichts einnehmen. Da das Tiermaterial zu gering ist, um eine altersmäßige Trennung zu erlauben, soll das Alter unberücksichtigt bleiben.

Weiter ist von Interesse, in welchem Umfang Geschlechtsunterschiede vorhanden sind. Die Differenz zwischen den für das Nettogewicht der Geschlechter ermittelten Werten beträgt bei den Wildtieren 87,5 g, den Gefangenschaftstieren 50,6 g, den Khaki-Campbellenten 245,0 g und den Pekingenten 9,7 g. Die besondere Größe der Differenz bei den Khaki-Campbellenten ist durch den sehr schweren Erpel Nr. 1 bedingt (s. Tabelle 1).

Die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Länge der Wirbelsäule (Atlas bis Pygostyl) sind aus Abb. 1 ersichtlich. Sofern man das Geschlecht unberücksichtigt ließe, würde der Eindruck ent-

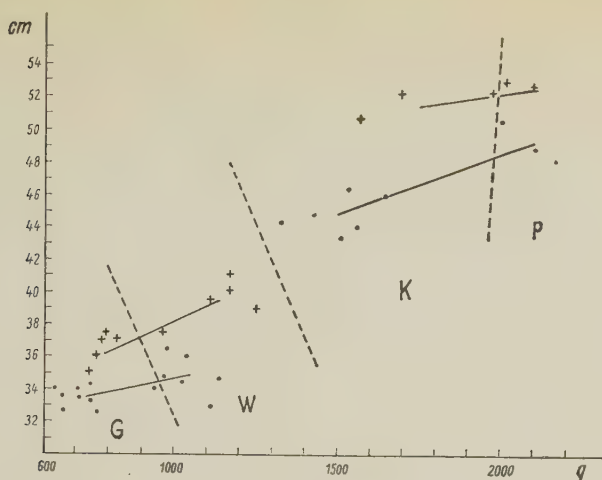


Abb. 1. Beziehungen zwischen Körpergewicht (Abszisse; Angaben in g) und Länge der Wirbelsäule (Ordinate; Angaben in cm)
 + = Erpel; • = Weibchen; G = Gefangenschaftstiere; W = Wildtiere; K = Khaki-Campbellentent; P = Pekingentent
 Die ausgezogenen Linien verbinden die Örter der Mittelwerte (nach Geschlechtern getrennt). Weitere Erklärungen s. Text

stehen, daß in völlig gleichmäßiger Weise Körpergewicht und Länge der Wirbelsäule zunehmen. Sobald man aber, wie es in der graphischen Darstellung geschehen ist, die Geschlechter getrennt behandelt, zeigt sich, daß zwischen den Stockenten einerseits und den Hausenten andererseits die Kontinuität durchbrochen ist.

Die Abb. 1 macht deutlich, daß sich zwar die Gewichtswerte der Geschlechter innerhalb der einzelnen Untersuchungsgruppen mehr oder weniger stark überschneiden, die Wirbelsäulenlängen dagegen sehr ausgeprägte Geschlechtsunterschiede erkennen lassen. Die graphische Darstellung zeigt, daß bei gleichem Körpergewicht die Erpel die Weibchen stets an Körperlänge übertreffen. In dieser Hinsicht verhalten sich Wildtiere, Gefangenschaftstiere und Hausenten gleich.

Werden die einzelnen Untersuchungsgruppen miteinander verglichen, so verdient die Gewichtsabnahme der Gefangenschaftstiere besonderes Interesse. Der Gewichtsunterschied zwischen Wildtieren und Gefangenschaftstieren ist sehr beträchtlich, selbst die Extremwerte überschneiden sich nicht. Man könnte annehmen, es handle sich bei den Gefangenschaftstieren um Hungertiere, die alle unter sehr ungünstigen Bedingungen gehalten worden sind. Das ist jedoch

nicht der Fall. Die Tiere wurden von 6 verschiedenen Züchtern aufgezogen, und ihre Lebensbedingungen waren unterschiedlich, sowohl was Ernährungsweise als auch Bewegungsmöglichkeit anbetrifft.

2. Das Herzgewicht

Da zwischen den einzelnen untersuchten Entengruppen beträchtliche Gewichtsunterschiede bestehen, erlaubt ein Vergleich der absoluten Herzgewichte keine Schlußfolgerungen. Aus diesem Grunde wurde das Herzgewicht auf das Körpergewicht (Nettogewicht) bezogen und in Prozents desselben (= relatives Herzgewicht) ausgedrückt.

Es ergibt sich, daß die Wildtiere mit einem durchschnittlichen Relativgewicht von 1,095% an erster Stelle stehen, dann die Gefangenschaftstiere mit 0,920%, die Khaki-Campbellenten mit 0,847% und die Pekingenten mit 0,747% folgen. Die Einzelwerte sind aus der graphischen Darstellung Abb. 2 ersichtlich.

Bei einer Bewertung der auf diese Weise ermittelten Unterschiede ist jedoch zu beachten, daß zwischen dem Körpergewicht (als Ausdruck der Körpergröße) und dem Herzgewicht bei homoiothermen Tieren eine Beziehung besteht, die als Reihenregel (Hesse) oder Größenregel (Rensch) bezeichnet wird. Die Größenregel besagt, daß mit zunehmendem Körpergewicht das relative Herzgewicht abnimmt, wenn man verwandte Arten oder auch verschieden schwere adulte Individuen einer Art vergleicht.

Die graphische Darstellung (Abb. 2) läßt erkennen, daß sich die Größenregel innerhalb der Einzelgruppen nur teilweise nachweisen läßt. Für die Gefangenschaftstiere ist ein solcher Nachweis überhaupt nicht zu erbringen, weil die Körpergewichtsunterschiede sehr gering sind und die relativen Herzgewichte außerordentlich stark variieren. Die Ursache für die beträchtliche Variationsbreite der Herzgewichte bei den Gefangenschaftstieren sehe ich darin, daß die Lebensbedingungen dieser Tiere unterschiedlich waren. Dafür spricht auch, daß sich die beiden Käfigtiere, denen jede Schwimmgelegenheit fehlte, unter den Tieren mit dem niedrigsten relativen Herzgewicht befinden.

Bei den Wildtieren habe ich für die drei leichtesten und die drei schwersten Tiere Mittelwerte berechnet und die gefundenen Örter im Koordinatensystem verbunden (s. Abb. 2). Bei den Hausenten wurden zwei Gewichtsgruppen gebildet (1. Khaki-Campbellenten, 2. Pekingenten und der sehr schwere Khaki-Erpel) und die gefundenen Mittelwerte im Koordinatensystem ebenfalls verbunden. Es erschien nicht notwendig, die beiden Hausrassen getrennt zu behandeln, da Rassenunterschiede nicht bestehen, worauf später näher eingegangen werden soll.

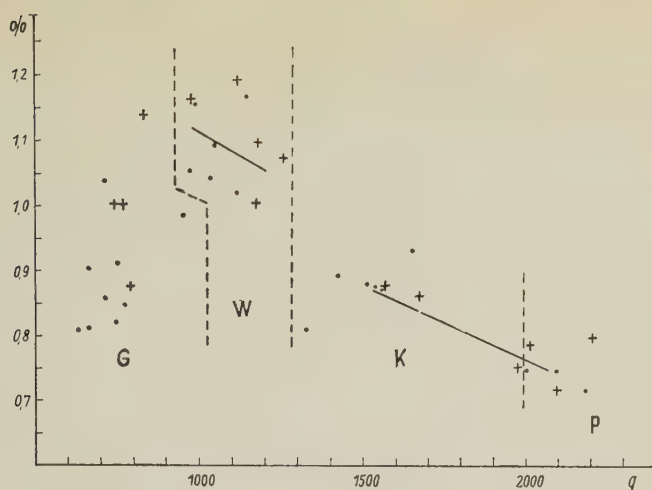


Abb. 2. Beziehung zwischen Körpergewicht (Abszisse) und relativem Herzgewicht (Ordinate) Bezeichnungen wie Abb. 1; weitere Erklärungen s. Text

Die graphische Darstellung (Abb. 2) läßt erkennen, daß die Abnahme des relativen Herzgewichtes innerhalb der Wildtier- und Hausentengruppen im Sinne der Größenregel erfolgt.

Wenn die Unterschiede im relativen Herzgewicht zwischen den von mir untersuchten Entengruppen ausschließlich durch die verschiedenen Körpergewichte bewirkt wären, müßten die Gefangenschaftstiere als leichteste Tiere das höchste relative Herzgewicht besitzen. Da das relative Herzgewicht der Gefangenschaftstiere aber noch unter dem der schwereren Wildtiere liegt, ist der Schluß berechtigt, daß Aufzucht und Haltung in Gefangenschaft eine beträchtliche Abnahme des Herzgewichtes zur Folge haben.

Der Einfluß der Domestikation auf das Herzgewicht läßt sich dagegen durch Vergleich der relativen Herzgewichte nicht feststellen, da nach der Größenregel die schwereren Hausenten auf alle Fälle ein geringeres relatives Herzgewicht besitzen müssen als die leichteren Wildtiere. Der Hauptmangel dieser „Prozent-Methode“ besteht darin, daß es weder bei den Hausenten noch bei den Gefangenschaftstieren möglich ist, den Faktor Körpergewicht von den anderen Faktoren zu trennen und einen vergleichbaren zahlenmäßigen Ausdruck für die Wirkung von Domestikation und Gefangenschaft zu finden.

Die von Klatt (1919) vorgeschlagene „Exponenten-Methode“ überwindet diese Mängel, die der „Prozent-Methode“ anhaften.

Klatt konnte den Faktor Körpergewicht durch Berechnung eines Exponenten isolieren, der das „Tempo“ angibt, mit dem sich das absolute Herzgewicht bei steigendem oder sinkendem Körpergewicht verändert.

Der Berechnung dieses „somatischen Exponenten“ liegt folgende Überlegung zugrunde: Das Herzgewicht (H) eines Tieres ist abhängig von dem Körpergewicht (K) und einer Reihe anderer Faktoren, wie phylogenetische Stellung, Lebensweise, Alter, Geschlecht usw. Der formelmäßige Ausdruck dafür lautet $H = p \cdot K^x$, wobei x die Beziehung zum Körpergewicht, p die Gesamtheit der übrigen Faktoren darstellen.

Werden die Vertreter zweier nah verwandter Arten verglichen, die sich im Körpergewicht deutlich unterscheiden, aber in Lebensweise, Alter usw. übereinstimmen, so kann p unberücksichtigt bleiben, und es ergibt sich die Beziehung: $H_1 : K_1^x = H_2 : K_2^x$. Der Exponent x läßt sich daraus berechnen als:

$$x = \frac{\log H_1 - \log H_2}{\log K_1 - \log K_2}.$$

Klatt hat an mehreren Vergleichspaaren den somatischen Exponenten für Vögel und Säugetiere berechnet und einen durchschnittlichen Zahlenwert von 0,83 gefunden. Rensch (1948) berechnete für Vögel den Durchschnittswert 0,82 und für Säuger 0,83.

Nachdem auf diese Weise für die Beziehung zwischen Körpergewicht und absolutem Herzgewicht ein zahlenmäßiger Ausdruck gefunden wurde, läßt sich p in jedem Einzelfall berechnen ($p = \frac{H}{K^{0,83}}$). Wenn die Herzgewichte von Tieren unterschiedlichen Gewichts verglichen werden, und der Wert für p der gleiche ist, so folgt, daß ausschließlich das Körpergewicht die gegebenen Herzgewichte bedingt; werden dagegen für p verschiedene Werte gefunden, so bedeutet das, daß neben dem Körpergewicht noch andere Faktoren das Herzgewicht beeinflussen.

Durch Berechnung der p -Werte wird es möglich, den Einfluß von Domestikation und Gefangenschaftshaltung exakt zu fassen. Ich habe die für die einzelnen Entengruppen berechneten p -Werte in der nachfolgenden Übersicht zusammengestellt. In die Übersicht wurden zum Vergleich auch die nach der „Prozent-Methode“ ermittelten Relativwerte (R) aufgenommen.

Bei der Beurteilung der gefundenen Werte muß davon ausgegangen werden, daß p mehrere Faktoren umfaßt, alle die nämlich, die neben dem Körpergewicht einen Einfluß auf das Herzgewicht ausüben können. Nach den bisherigen Erfahrungen sind das folgende Faktoren: 1. systematische Stellung, 2. Lebensweise, 3. Alter, 4. Geschlecht, 5. Klima. Da die Jahreszeit, insbesondere bei Vögeln,

wenn nicht unmittelbar auf das Herzgewicht, so doch auf das Körpergewicht von Einfluß ist, muß auch die Berücksichtigung finden.

Gruppe	K		H		R		p	
	♂/♀	Ge-samt	♂/♀	Ge-samt	♂/♀	Ge-samt	♂/♀	Ge-samt
5 ♂ Wildtiere	1135	1087	12,46	11,91	1,097	1,095	0,0363	0,0360
6 ♀	1047		11,45		1,093		0,0356	
4 ♂ Gefangenschaft	781	747	7,71	6,87	0,988	0,920	0,0306	0,0283
9 ♀	732		6,49		0,886		0,0273	
3 ♂ Khakienten	1739	1576	14,33	13,35	0,824	0,847	0,0293	0,0295
6 ♀	1494		13,06		0,873		0,0302	
3 ♂ Pekingenten	2099	2094	16,01	15,70	0,762	0,749	0,0277	0,0275
3 ♀	2089		15,33		0,733		0,0269	

K = Körpernettogewicht in Gramm

H = Herzgewicht in Gramm

R = Relatives Herzgewicht $\left(\frac{H \cdot 100}{K}\right)$

$p = \frac{H}{K^{0,83}}$

Der Faktor 1 und der Faktor Jahreszeit sind bei allen von mir untersuchten Tieren die gleichen und können somit unberücksichtigt bleiben. Da ein Vergleich der Einzeltiere keine deutlichen altersbedingten Unterschiede erkennen ließ, kann der Altersfaktor ebenfalls ausgeschieden werden. Auch konnte ich keine ausgeprägten Geschlechtsunterschiede feststellen. Wie die p -Werte erkennen lassen, sind bei Wild- und Haustieren Unterschiede zwischen den Geschlechtern faktisch nicht vorhanden. Nur bei den Gefangenschaftstieren zeigt sich eine deutliche Geschlechtsdifferenz, die ich aber für zufällig halte.

Klimatische Einflüsse (Faktor 5) konnten nur bei den Wildtieren (s. Material und Methode) eine Rolle spielen, dürften aber keine große Bedeutung besitzen.

Da somit die Faktoren 1, 3, 4 und 5 bei allen Gruppen im wesentlichen die gleichen sind, müssen die Ursachen für unterschiedliche

p -Werte vor allem in der verschiedenen Lebensweise der Tiere (Faktor 2) gesucht werden.

Die Übersicht zeigt, daß die Gefangenschaftstiere und die Hausenten geringere p -Werte aufweisen als die Wildtiere. Die Unterschiede zwischen den p -Werten der beiden Hausentenrassen sind sehr gering und lediglich Ausdruck der individuellen Variabilität und meßtechnisch bedingter Fehlerquellen. Besonderes Interesse verdient der Umstand, daß sich der p -Wert der Gefangenschaftstiere faktisch nicht von dem der domestizierten Tiere unterscheidet.

Ein anschauliches Bild von diesen Verhältnissen gibt Abb. 3; die graphische Darstellungsweise entspricht der von Abb. 2. Die liegenden Kreuze stellen die Mittelwerte der wirklichen relativen Herzgewichte dar, wie sie für die einzelnen Entengruppen tatsächlich gefunden wurden. Die Kurve dagegen gibt an, in welcher Weise sich das relative Herzgewicht verändern würde, wenn allein das

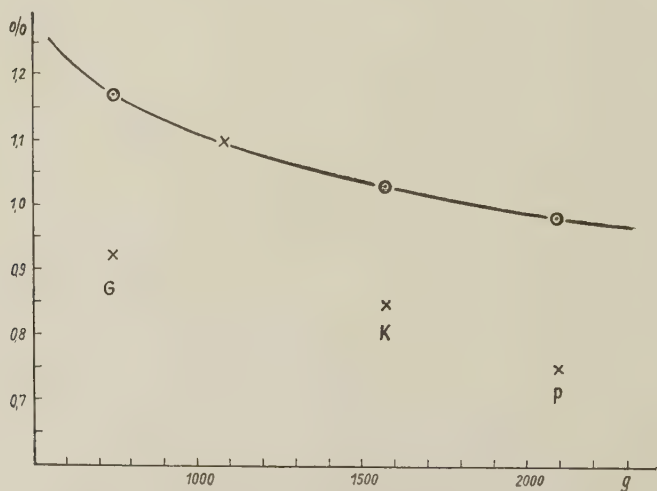


Abb. 3. Beziehung zwischen Körpergewicht (Abszisse) und relativem Herzgewicht (Ordinate)
 × = Mittelwerte; ⊗ = theoretische Mittelwerte
 Weitere Erklärungen s. Text

Körpergewicht als wirkender Faktor aufträte; auf der Kurve liegen die Örter für die theoretischen relativen Herzgewichte (R_t), die zu erwarten wären, wenn alle Entengruppen den gleichen p -Wert (0,036) wie die Wildtiere besäßen. Die Kreise geben die mittleren theoretischen relativen Herzgewichte für die Gefangenschafts-

tiere, Khaki-Campbellenten und Pekingenten an. Die Gleichung für die Kurve lautet:

$$R_t = \frac{K^{0,83}}{K} \cdot 100 \cdot 0,360$$

oder in eine allgemeine Form gebracht:

$$y = \frac{x^{0,83}}{x} \cdot 3,6$$

Die Untersuchungen ergeben, daß das Herzgewicht der Gefangenschaftstiere und Hausenten gegenüber dem der Wildtiere in gleichem Grade abnimmt. Der Grad der Abnahme ist der gleiche, obwohl die Gefangenschaftstiere nur während einer Generation, die domestizierten Tiere dagegen seit vielen Generationen veränderten Lebensbedingungen ausgesetzt waren. Daraus folgt, daß das Herzgewicht in hohem Maße von der Lebensweise, insbesondere von der motorischen Leistung der betreffenden Tiere abhängt, und daß die Abnahme des Herzgewichtes in der Domestikation nicht selektiv, sondern durch funktionelle Anpassung bewirkt wird.

Das bedeutet zugleich, daß im Zustand der Domestikation nicht in jedem Fall eine Abnahme des Herzgewichtes erfolgen muß, sondern je nach der motorischen Leistung auch eine Zunahme erfolgen kann (Klatt und Vorsteher, 1923). Es erscheint aber durchaus erklärlich, daß Vögel, die das Flugvermögen eingebüßt haben, ein stark verringertes Herzgewicht besitzen. Die hohen funktionellen Anforderungen, die das Fliegen stellt, kommen schon darin zum Ausdruck, daß Vögel ein viel schwereres Herz besitzen als Säugetiere vergleichbarer Körpergröße.

3. Das Lebergewicht

Das Lebergewicht unterliegt starken individuellen Schwankungen; es liegt in der Funktionsweise dieses Organs begründet, daß mannigfache Faktoren sein Gewicht in hohem Maße beeinflussen können (Rensch, 1948). Es darf deshalb nicht verwundern, wenn die für das Lebergewicht gefundenen Einzelwerte (s. Abb. 4) beträchtlich variieren. Besonders groß ist die Gewichtsvariabilität wiederum bei den Gefangenschaftstieren.

Nach den Untersuchungen verschiedener Autoren (Zusammenfassung Rensch, 1948) unterliegt das Lebergewicht ebenfalls der Größenregel, d. h. mit zunehmendem Körpergewicht nimmt das relative Lebergewicht ab. Ausnahmen kommen relativ häufig vor (Rensch, 1948; Harde, 1955), wobei allerdings die starke Variabilität des Lebergewichtes eine Rolle spielen mag.

Einen somatischen Exponenten für das Lebergewicht hat Rensch (1948) berechnet. Er fand bei Säugern einen mittleren Wert von 0,88, bei Vögeln einen solchen von 0,82. Schlabritzky (1953) berechnete für Hühnerrassen unterschiedlichen Gewichtes einen Exponenten von 0,81. Obwohl die Größe des somatischen Leberexponenten noch nicht völlig gesichert erscheint, habe ich in ähnlicher Weise wie für das Herz den bei „Gleichwertigkeit“ der Tiere zu erwartenden theoretischen Kurvenverlauf für das relative Lebergewicht berechnet und die in Abb. 4 eingezeichnete Kurve erhalten. Für die Wildtiere ermittelte ich einen mittleren p -Wert von 0,102. Die Gleichung für die Kurve lautet dann bei Benutzung eines somatischen Leberexponenten von 0,82: $y = \frac{x^{0,82}}{x} \cdot 10,2$

In der folgenden Übersicht wurden die für das absolute und relative Lebergewicht gefundenen Mittelwerte nach Gruppen und Geschlechtern getrennt zusammengestellt.

Gruppe	K		L		R	
	♂/♀	Gesamt	♂/♀	Gesamt	♂/♀	Gesamt
5 ♂ Wildtiere	1135	1099	33,9	31,7	2,99	2,88
5 ♀	1063		29,4		2,77	
5 ♂ Gefangenschaft	783	750	22,5	22,0	2,87	2,93
9 ♀	732		21,7		2,96	
3 ♂ Khakienten	1739	1576	46,1	49,8	2,65	3,16
6 ♀	1494		51,6		3,38	
3 ♂ Pekingenten	2099	2094	56,8	56,7	2,71	2,71
3 ♀	2089		56,5		2,70	

K = Körpernettogewicht in Gramm

L = Lebergewicht in Gramm

R = relatives Lebergewicht $\left(\frac{L \cdot 100}{K} \right)$

Bei einem Vergleich der Relativwerte fällt zunächst auf, daß die Unterschiede zwischen den Geschlechtern bei den Wildtieren

(0,22%), den Gefangenschaftstieren (0,09 %) und den Pekingenten (0,01%) sehr gering sind. Eine deutliche Geschlechtsdifferenz zeigt sich dagegen bei den Khaki-Campbellenten, bei denen die Erpel ein um 0,73% geringeres durchschnittliches Lebergewicht besitzen als die weiblichen Tiere. Selbst wenn das weibliche Tier Nr. 5 mit dem sehr hohen relativen Lebergewicht von 4,41% unberücksichtigt bleibt, beträgt die Differenz zwischen den Geschlechtern immer noch 0,62%. Wie Abb. 4 erkennen läßt, kann dieser Unterschied auch nicht durch das höhere Körpergewicht der Erpel (im Sinne der Größenregel) erklärt werden.

Nach den Untersuchungen verschiedener Autoren besitzen die Weibchen relativ schwerere Lebern als die Männchen. Rensch (1948) wies darauf hin, daß die bedeutendere Lebergröße der Weibchen physiologisch verständlich erscheint, da die Weibchen (bei Säugern und Vögeln) in der Phase der Trächtigkeit einen besonderen Vorrat an Reservestoffen benötigen. Ich halte es für eine Bestätigung dieses Gedankens, wenn bei den auf Legeleistung gezüchteten Khaki-Campbellenten (200 und mehr Eier im Jahr; Beginn des Legens im Alter von 5 bis 6 Monaten) die weiblichen Tiere ein höheres relatives Lebergewicht besitzen als die Männchen, während bei Stock- und Pekingenten der Unterschied zwischen den Geschlechtern gering ist oder möglicherweise ganz fehlt.

Wie Abb. 4 zu erkennen gibt, weichen die mittleren Relativwerte in nur geringem Umfang von dem theoretischen Kurvenverlauf ab; nur die Weibchen der Khaki-Campbellenten bilden eine Ausnahme. Dieser Sachverhalt zeugt davon, daß bei den Gefangenschaftstieren, den Wildtieren, den Pekingenten und den Erpeln der Khaki-Campbellenten vor allem die Körpergröße das (mittlere) Lebergewicht bestimmt, während bei den Weibchen der Khaki-Campbellenten noch ein weiterer (oben geschilderter) Faktor hinzukommt, der die Erhöhung des Lebergewichtes bedingt.

Nach den bisherigen Kenntnissen beeinflussen vor allem Jahreszeit, Klima und Nahrungsqualität das Lebergewicht. Die untersuchten Tiere wurden alle zur gleichen Jahreszeit getötet, und klimatische Einflüsse können nur eine sehr geringe Wirkung ausgeübt haben. Unterschiede in der Ernährungsweise der Wildtiere einerseits und der Haus- und Gefangenschaftstiere andererseits haben zwar bestanden, waren aber offenbar nicht groß genug, um

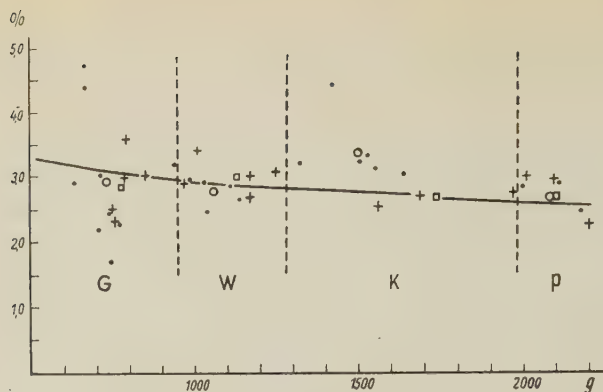


Abb. 4. Beziehung zwischen Körpergewicht (Abszisse) und relativem Lebergewicht (Ordinate)
 + = Erpel; • = Weibchen; □ = Mittelwerte Erpel; ○ = Mittelwerte Weibchen
 Weitere Erklärungen s. Text

das Lebergewicht deutlich zu beeinflussen. Rensch (1948) konnte zeigen, daß insektenfressende Arten erheblich schwerere Lebern haben als omnivore und herbivore Arten. Zwischen omnivoren und herbivoren scheint dagegen kein deutlicher Unterschied zu bestehen. Die Hausenten und Gefangenschaftstiere erhielten hauptsächlich pflanzliche Nahrung, vor allem Körnerfutter. Nach verschiedenen Untersuchungen über die Zusammensetzung der Nahrung bei Stockenten (Niethammer, 1938; Tugarinow und Portenko, 1950) beträgt der Anteil vegetabilischer Stoffe 90%. Die Unterschiede in der Nahrungsqualität sind also gering, und es erscheint verständlich, wenn sie in den gefundenen Mittelwerten für das relative Lebergewicht nicht zum Ausdruck kommen.

4. Das Kaumagengewicht

Obwohl der Kaumagen präparationstechnisch keinerlei Schwierigkeiten bietet, insbesondere das in wechselnder Menge anhaftende Fettgewebe leicht entfernt werden kann, zeigen die Kaumägen von allen untersuchten Organen die größte Gewichtsvariabilität.

Die Kaumagengröße wird in hohem Maße von der Nahrungsqualität, der Nahrungsmenge und einigen anderen noch nicht völlig bekannten Faktoren beeinflusst. Die Mägen von körner- und pflanzenfressenden Arten besitzen eine stärker entwickelte Muskulatur und sind folglich schwerer als die von Fleisch- und Fruchtfressern. Die Ergebnisse experimenteller Untersuchungen (Groebbels, 1932) sprechen für eine leichte modifikatorische Beeinflussbarkeit des Kaumagengewichtes (Muskelmasse).

Aus untenstehender Übersicht geht hervor, daß die mittleren relativen Magengewichte trotz der großen Variationsbreite der Einzelwerte ziemlich eng beieinanderliegen. Daraus darf die Folgerung gezogen werden, daß Domestikation und Gefangenschaft das Gewicht des Muskelmagens bei den Enten nicht oder nur in geringem Maße verändert haben. Da die Nahrungsqualität als wichtigster modifizierender Faktor für das Kaumagengewicht zu gelten hat, die in der Zusammensetzung der Nahrung bei Stock- und Hausenten bestehenden Unterschiede aber nicht sehr groß sind (s. oben), erscheint dieser Befund erklärlich.

Aussagen über Geschlechtsunterschiede, Gültigkeit der Größenregel usw. sind wegen der großen Variationsbreite der Einzelwerte nicht möglich.

Bei der Präparation fiel mir auf, daß der Magenraum bei den Wildtieren gewöhnlich kleiner war als bei den Gefangenschaftstieren.

Gruppe	K		M		R	
	♂/♀	Gesamt	♂/♀	Gesamt	♂/♀	Gesamt
5 ♂ Wildtiere	1135	1087	42,6	36,8 25,6—52,2	3,75	3,39 2,64—4,45
6 ♀	1047		32,0		3,06	
5 ♂ Gefangenschaft	783	750	29,0	29,3 21,3—42,2	3,70	3,91 2,98—5,17
9 ♀	732		29,5		4,03	
3 ♂ Khakienten	1739	1576	69,6	61,6 50,5—83,5	4,00	3,91 3,00—5,35
6 ♀	1494		57,6		3,84	
3 ♂ Pekingenten	2099	2094	80,5	72,4 58,4—99,2	3,84	3,46 2,68—4,93
3 ♀	2089		64,2		3,07	

K = Körpernettogewicht in Gramm

M = Magengewicht in Gramm

R = Relatives Magengewicht $\left(\frac{M \cdot 100}{K} \right)$

5. Die Darmlänge

Die von Rensch (1948) nachgewiesene Regel für die Beziehung zwischen Darmlänge und Körpergröße besagt, daß größere Arten

relativ längere Därme besitzen als verwandte kleinere Arten mit ähnlicher Ernährungsweise. Aus den Untersuchungen von Klatt und Vorsteher (1923), Schlabritzky (1953) und Harde (1955) geht hervor, daß diese „Darmregel“ auch für Rassen einer Art Gültigkeit besitzt.

Seit langem ist ferner bekannt, daß Fleischfresser im allgemeinen relativ kürzere Därme haben als Pflanzenfresser. Die modifikatorische Beeinflußbarkeit der Darmlänge ist aber geringer, als zeitweise angenommen wurde.

Bei der Messung der Darmlängen zeigte sich, daß es nicht möglich ist, technische Fehlerquellen völlig auszuschalten, da sich Dehnungen und durch den Füllungszustand bedingte Ungenauigkeiten nicht ganz vermeiden lassen (vgl. auch Rensch, 1948; Harder, 1951 u. a.). Neben der natürlichen individuellen Variabilität sind folglich auch technische Fehlerquellen für die Schwankungen der Einzelwerte verantwortlich zu machen (Abb. 5).

Die Darmlänge wurde auf die „Gewichtslänge“ ($= \sqrt[3]{\text{Körpernettogewicht}}$) bezogen. Die Mittelwerte für die Gewichtslänge (KL), die absolute Darmlänge (DL) und die relative Darmlänge ($R = \text{Darmlänge in Prozent der Gewichtslänge}$) sind folgende:

Gruppe	KL		DL		R	
	♂/♀	Gesamt	♂/♀	Gesamt	♂/♀	Gesamt
4 ♂ Wildtiere	10,43	10,28	156,2	152,5	1498	1483
5 ♀	10,16		149,6		1472	
4 ♂ Gefangenschaft	9,20	9,09	126,3	125,2	1373	1377
7 ♀	9,02		124,6		1381	
3 ♂ Khakienten	12,01	11,63	190,3	184,6	1584	1587
6 ♀	11,44		181,8		1589	
2 ♂ Pekingenten	12,89	12,83	223,7	211,2	1730	1646
3 ♀	12,78		202,8		1587	

$$KL = \sqrt[3]{\text{Körpernettogewicht}}$$

$$DL = \text{Darmlänge in Zentimeter}$$

$$R = \text{Relative Darmlänge} \left(\frac{DL \cdot 100}{KL} \right)$$

Über die Wirkung von Domestikation und Gefangenschaft vermag ein direkter Vergleich der Relativwerte keinerlei Aufschlüsse zu geben, da die Darmlänge von der Körpergröße abhängig ist. Es ist wiederum notwendig, einen somatischen Exponenten zu berechnen, der das „Tempo“ angibt, mit dem sich bei (phylogenetisch!¹) zunehmender Körpergröße die Darmlänge verändert.

Der Berechnung des somatischen Exponenten für die Darmlänge kann entweder das Körpergewicht ($DL = p \cdot K^x$) oder die Körperlänge ($DL = p \cdot KL^x$) zugrunde gelegt werden; beide Wege sind beschritten worden.

Klatt und Vorsteher (1923) fanden unter Benutzung des Körpergewichtes für die Dünndarmlänge von Haushunden einen Exponenten von 0,45 und für die Länge des Dickdarmes einen solchen von 0,53. Rensch (1948) berechnete in gleicher Weise für die Darmlänge von Vögeln einen Exponenten von 0,52 und für die Darmlänge von Säugetieren einen solchen von 0,49.

Schlabritzky (1953) legte dagegen seinen Berechnungen die Körperlänge ($\sqrt[3]{\text{Körpernettogewicht}}$) zugrunde und fand bei Hühnerassen Exponenten von 1,52 (Hähne) und 1,49 (Weibchen) für die Darmlänge.

Wenn die verschiedenen Exponenten verglichen werden sollen, müssen sie alle auf die gleiche Basis (entweder Körpergewicht oder Gewichtslänge) bezogen sein; werden aus diesem Grunde die von Rensch ermittelten Werte umgerechnet, so ergibt sich ein (nunmehr auf die Gewichtslänge bezogener) somatischer Exponent von 1,56 für die Darmlänge der Vögel. (Das Verfahren, an Stelle einer Umrechnung in die Stelle vor dem Komma eine 1 einzusetzen, ist ungenau.)

Ich habe aus den 11 Vergleichspaaren von Rensch und den zwei Vergleichspaaren von Schlabritzky einen mittleren Exponenten von 1,55 berechnet. Unter Verwendung dieses Exponenten ergibt sich für die Wildtiere ein p -Wert von 4,117. In analoger Weise wie für das Herzgewicht läßt sich dann für die Beziehung von Darmlänge zur Körperlänge (Gewichtslänge) eine theoretische Kurve berechnen, die angibt, in welcher Weise sich die relative Darmlänge verändern würde, wenn alle Tiere den Wildtieren „gleichwertig“ wären. Die Gleichung dieser Kurve lautet

$$R = \frac{KL^{1,55}}{KL} \cdot 4,12 \cdot 100$$

¹ Im Gegensatz zu Herz- und Lebergewicht stimmen in bezug auf die Darmlänge Richtung der ontogenetischen Allometrie und Richtung der phylogenetischen Größenregel nicht überein.

und in eine allgemeinere Form gebracht

$$y = \frac{x^{1,55}}{x} \cdot 412.$$

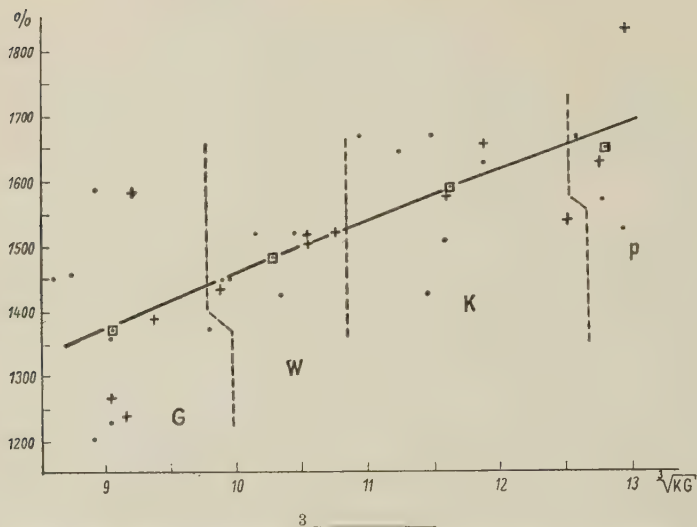


Abb. 5. Beziehung zwischen Körperlänge ($\sqrt[3]{\text{Körpergewicht}}$) und relativer Darmlänge (Ordinate)
 + = Erpel; * = Weibchen; \square = Mittelwerte aller Tiere der Gruppe
 Weitere Erklärungen s. Text

Die Kurve wurde in die graphische Darstellung (Abb. 5) eingezeichnet. Es zeigt sich, daß die wirklichen mittleren Relativwerte nur sehr wenig von dieser theoretischen Kurve abweichen. Daraus darf geschlossen werden, daß die Unterschiede, die in den Relativwerten zwischen Gefangenschaftstieren, Wildtieren, Khaki-Campbellenten und Pekingenten bestehen, fast ausschließlich durch die Größenunterschiede bedingt sind, während Domestikation und Gefangenschaft bei den Enten keine oder nur geringe Veränderungen der Darmlänge verursachen.

Die Gründe für das geschilderte Verhalten der Darmlänge sind die gleichen, auf die schon bei Behandlung des Leber- und Magengewichtes eingegangen wurde.

6. Das Gehirngewicht

Das Gehirngewicht ist von der phylogenetischen Stellung und von der Körpergröße abhängig. Schon Haller (1762) konnte nachweisen, daß bei Vergleich zweier verwandter Arten unterschiedlichen Körpergewichtes die kleinere Art in der Regel das höhere relative Gehirngewicht besitzt.

Über die modifikatorische Beeinflußbarkeit der Hirngröße (Gewicht bzw. Volumen) liegen unterschiedliche Ergebnisse vor. Während Klatt (1912, 1932) für eine Reihe von Raubtieren nachweisen konnte, daß bei Gefangenschaftsexemplaren eine Abnahme des Gehirngewichtes eintritt und bei verwilderten Hauskatzen die Kapazität des Hirnschädels zunimmt, bewirkt die Aufzucht in Gefangenschaft bei Wildschweinen keine Abnahme des Gehirngewichtes (Stephan, 1954b). Sutter (1943) untersuchte das ontogenetische Hirnwachstum von Staren und konnte zwischen Freilandtieren und Käfigtieren keine Unterschiede bemerken.

Die Verringerung des Gehirngewichtes in der Domestikation zählt zu den typischen Domestikationsveränderungen (Zusammenfassung Herre, 1955).

Die an dem mir zur Verfügung stehenden Material durchgeführten Hirnwägungen zeigen, daß ausgeprägte Geschlechtsunterschiede vorhanden sind, weshalb die Geschlechter gesondert verglichen werden müssen. In der nachstehenden Übersicht sind die Mittelwerte zusammengefaßt, über die Einzelwerte unterrichtet Tabelle 1 (S. 14—15).

Gruppe	<i>K</i>	<i>G</i>	<i>R</i>
5 ♂ Wildtiere	1135	6,91	0,609
6 ♀	1047	6,12	0,585
5 ♂ Gefangenschaftstiere	783	6,34	0,810
9 ♀	732	5,71	0,786
3 ♂ Khaki-Campbellenten	1739	6,76	0,389
6 ♀	1494	6,25	0,417
3 ♂ Pekingenten	2099	6,44	0,307
3 ♀	2089	6,23	0,298

K = Körpernettogewicht in Gramm

G = Gehirngewicht in Gramm

R = Relatives Gehirngewicht $\left(\frac{G \cdot 100}{K} \right)$

Schon der Vergleich der absoluten Werte gestattet die Aussage, daß bei den Hausentenerpeln eine Abnahme des Gehirngewichtes eingetreten ist, da sie leichtere Gehirne besitzen als die kleineren

Wildtiere. Damit werden die Ergebnisse der von Timmann (1919) durchgeführten Gehirngewichtsbestimmungen bestätigt. Ferner ist von Interesse, daß die größeren Pekingenten niedrigere Gehirngewichte aufweisen als die kleineren Khaki-Campbellenten.

Wie die Relativwerte erkennen lassen, beträgt die Geschlechtsdifferenz bei Wild- und Gefangenschaftstieren 0,024% und bei den Pekingenten 0,009%; und zwar sind es die Erpel, die das höhere relative Gehirngewicht besitzen. Da sich bei den Khaki-Campbellenten die Geschlechter in der Körpergröße stark unterscheiden (Größenregel!), lassen die mittleren Relativgewichte nicht erkennen, daß auch bei dieser Rasse die Erpel die relativ schwereren Gehirne haben. Deutlich wird das aber, wenn man die graphische Darstellung (Abb. 6) betrachtet!

Die in die graphische Darstellung eingezeichnete Kurve gibt für die Erpel an, in welcher Weise sich die Relativwerte bei „Gleichwertigkeit“ aller Erpel mit denen der Wildtiere verändern würden, wenn der Faktor Körpergröße allein wirksam wäre. Da die Relativwerte für die Weibchen annähernd parallellaufen, genügte es, nur für ein Geschlecht die Kurve zu zeichnen.

Schlabritzky (1953) berechnete an adulten Vertretern verschiedener Haushuhnrasen (fast ausschließlich Hähnen) einen mitt-

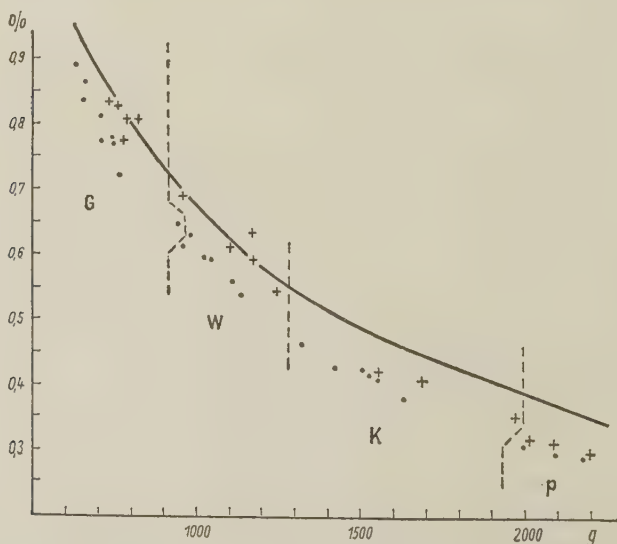


Abb. 6. Beziehung zwischen Körpergewicht (Abszisse) und relativem Gehirngewicht (Ordinate)

+ = Erpel; • = Weibchen

Weitere Erklärungen s. Text

leren somatischen Exponenten für das Gehirngewicht von 0,22. Lapique (1907) und Klatt (1921) fanden bei Haushuhnrassen einen Exponenten von 0,25. (Im Gegensatz dazu liegen durch interspezifischen Vergleich ermittelte Exponentenwerte stets bedeutend höher, nach Klatt [1954] bei Säugetieren zwischen 0,50 und 0,60.)

Der Berechnung der Kurve wurde ein Exponent von 0,22 zugrunde gelegt. Für die Wilderpel ergibt sich ein p -Wert von 1,470; die Gleichung für die Kurve lautet infolgedessen: $y = \frac{x^{0,22}}{x} \cdot 147$.

Abb. 6 zeigt, daß die wirklichen relativen Gehirngewichte der Wild- und Gefangenschaftserpel sehr gut mit dem Kurvenverlauf übereinstimmen.

Ich habe zwischen Wild- und Gefangenschaftstieren somatische Exponenten berechnet und die Werte 0,23 (Erpel) und 0,19 (Weibchen) erhalten; diese Exponenten stimmen mit dem von Schlabritzky berechneten annähernd überein. Zwischen den Wild- und den Hausentenerpeln sowie zwischen den beiden Hausrassen läßt sich ein somatischer Exponent für das Gehirngewicht nicht berechnen, da die schwerere Vergleichsform in diesen Fällen das geringere absolute Gehirngewicht besitzt (Exponent kleiner als 0). Zwischen den Weibchen der Wildtiere und denen der Khaki-Campbellenten berechnete ich einen Exponenten von 0,06, zwischen denen der Wildtiere und denen der Pekingenten einen Exponenten von 0,03. Diese sehr geringen Werte zeigen, daß bei den weiblichen Hausenten ebenfalls eine Verringerung des Gehirngewichtes in der Domestikation eintritt, wenn auch die zwischen den Erpeln bestehenden Unterschiede bedeutender sind.

Die Untersuchungen ergeben, daß durch Aufzucht und Haltung in Gefangenschaft bei den Enten keine oder eine nur geringe Abnahme des Gehirngewichtes bewirkt wird. Die Einschränkung erscheint notwendig, da der benutzte intraspezifische Exponent von 0,22 nicht als gesichert gelten kann; aber auch bei Verwendung eines Exponenten von 0,19 oder 0,25 bestände obige Feststellung noch zu Recht.

Weiter veranschaulicht die graphische Darstellung die Abnahme des Gehirngewichtes in der Domestikation, wobei auffällig ist (s. auch oben), daß die Erpel stärker betroffen sind als die Weibchen.

Der Befund, daß die Khaki-Campbellenten relativ (und absolut) schwerere Gehirne besitzen als die größeren Pekingenten, deutet auf ausgeprägte Rassenunterschiede hin; im Gegensatz dazu bestehen zwischen Haushuhnrassen (Schlabritzky, 1953) solche Unterschiede nicht.

7. Die Gehirnform

Die Unterschiede in der äußeren Form des Gehirns sind zwischen Stock- und Hausenten sehr gering. Unterschiede im Breiten: Längenindex des Vorderhirns sind nicht festzustellen. Ich habe nur zwei Merkmale finden können, die es gestatten, Stock- und Hausentengehirne zu unterscheiden, wobei allerdings die nicht unbedeutliche individuelle Variabilität erschwerend wirkt (Bezeichnungen s. Abb. 7).

1. Die Konkavität der Impressio orbitalis (Impressio bulbi oculi) ist bei den Hausenten geringer als bei den Stockenten; dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß die ventro-rostrale Spitze des Lobus temporalis bei Stockenten gewöhnlich etwas stärker ausgebildet ist als bei Hausenten.

2. Die Konvexität der ventralen Fläche der Medulla ist bei den Stockenten stärker als bei den Hausenten.

Bei einer Bewertung dieser Unterschiede muß wiederum von dem Einfluß der Körpergröße ausgegangen werden; denn mit der Zu- oder Abnahme der Körpergröße sind notwendigerweise gewisse

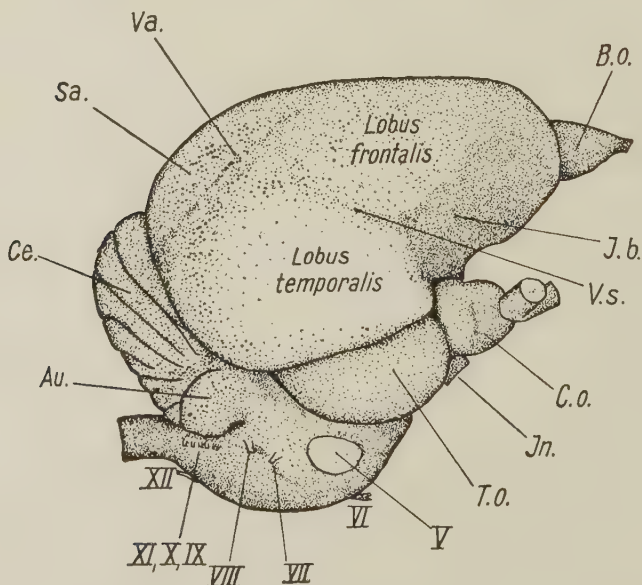


Abb. 7. Seitenansicht des Gehirns einer Stockente

Au. = Auricula; B. o. = Bulbus olfactorius; Ce. = Cerebellum; C. o. = Chiasma nervorum opticorum; In. = Infundibulum; I. b. = Impressio bulbi oculi; Sa. = Sagittalwulst; T. o. = Tectum opticum; Va. = Vallecula; V. s. = Vallecula Sylvii
Römische Ziffern = Hirnnerven

Umgestaltungen in der räumlichen Anordnung der Teile des Kopfes verbunden (Klatt, 1913; Hofer, 1948—1954 u. a.). Beteiligt sind vor allem Gehirn, Gehirnschädel, Auge und Muskulatur (Kau- und Nackenmuskulatur).

Da die kleineren Stockenten ein relativ großes Gehirn besitzen, wirkt der Schädel aufgetrieben; Kau- und Nackenmuskulatur finden ausreichende Ansatzflächen vor, so daß Knochenkämme oder pneumatisierte, „polsterartige Aufwölbungen des Knochens“ (Hofer, 1954) entbehrlich sind.

Das relativ kleine Gehirn der Hausenten dagegen liegt in einem relativ großen Schädel. Wenn die Schädelkapsel nur so groß wäre, wie es erforderlich ist, um als schützende Umhüllung des Gehirns zu dienen, so hätten die Muskeln zu geringe Ansatzflächen. Um diese Diskrepanz auszugleichen, ist der gesamte Gehirnschädel der Hausenten sehr stark pneumatisiert.

Es ergibt sich somit, daß die nahezu gleich großen Gehirne der Stock- und Hausenten bei den ersteren in einer dünnen Knochenkapsel liegen, während die Gehirne der Hausenten von einer starken, doppelwandigen (im Zwischenraum mit Spongiosa ausgefüllten) Schädelkapsel umschlossen sind; Sinn dieser Einrichtung ist es, ausreichende Muskelansatzflächen zu gewährleisten.

Während bei Säugetieren das Auge nur in Ausnahmefällen zu einem die Kopfform bestimmenden Faktor wird, ist das bei Vögeln (Ausnahme Apteryx) stets der Fall (Hofer, 1954). Der Einfluß des Auges wirkt sich in folgender Weise aus: Größere Tiere haben relativ kleinere Augen als kleine, aber das Tempo der Abnahme der relativen Augengröße ist geringer als die Gehirnabnahme. Als Folge davon muß es bei der Größenzunahme zu Veränderungen in den räumlichen Beziehungen zwischen Gehirn und Auge kommen.

Die Formunterschiede zwischen den Gehirnen der Stock- und Hausenten sind in erster Linie auf den geschilderten Einfluß der unterschiedlichen Körpergröße zurückzuführen:

Zu 1: Die Orbitae sind bei den Hausenten relativ stark pneumatisiert, und die Augen sind relativ groß. Schon dadurch wird bewirkt, daß die Krümmung der Impressio orbitalis bei den Hausentengehirnen geringer ist als bei den Stockenten (vgl. Abb. 8).

Hinzu kommt noch, daß bei den Hausenten das Gehirn deutlich hinter den Augen liegt, während es bei den Stockenten die Augen stärker überlappt und eine mehr dorsale Lage zu den Augen einnimmt. Dem Hausentengehirn steht im Schädel relativ mehr Platz zur Verfügung, so daß Auge und Gehirn nicht so sehr übereinander (Stockenten), sondern mehr hintereinander gelegen sein können. Auch aus diesem Grunde ist die Konkavität der Impressio orbitalis bei den Hausentengehirnen geringer.



Abb. 8. Lagebeziehung von Gehirn und Auge bei einer Stockente (oberes Bild) und einer Hausente (unteres Bild). Die Schädeldecke der linken Kopfseite wurde teilweise abgetragen; gezeichnet nach einer Photographie
Schrattierte Flächen = Schädelknochen im Anschnitt

Zu 2: Trotz der starken Verdickung der Schädelwandungen ist die Entfernung zwischen Auge und Occipitale bei Hausenten etwas größer; es steht mehr Platz zur Verfügung, so daß die Beuge im Bereich der Medulla nicht so ausgeprägt zu sein braucht wie bei den Stockenten.

Wenn sich auf diese Weise die Formunterschiede der Gehirne auf den Einfluß der Körpergröße zurückführen lassen, so besteht dar-

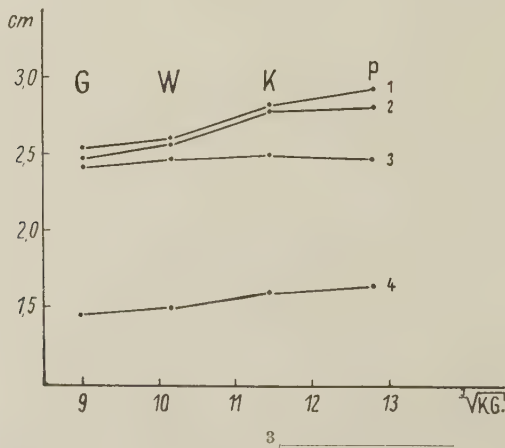


Abb. 9. Beziehungen zwischen der Körperlänge ($\sqrt[3]{\text{Körpernettogewicht}}$; Abszisse) und der Schädelhöhe, der Schädelbreite, der Breite des Vorderhirns und dem Augendurchmesser (Ordinate)
• = Mittelwerte für Weibchen
1 = Schädelhöhe; 2 = Schädelbreite; 3 = Vorderhirnweite; 4 = Augendurchmesser
G = Gefangenschaftstiere; W = Wildtiere; K = Khaki-Campbellenten; P = Pekingenten

über hinaus noch die Möglichkeit, daß einzelne Abschnitte des Gehirns, besonders Teile des Vorderhirns, bei Stock- und Hausenten in verschiedenem Umfang entwickelt sind, wodurch ebenfalls die äußere Form des Gehirns beeinflußt sein kann.

Zum besseren Verständnis der zwischen Gehirn, Schädel und Auge bestehenden Größenbeziehungen werden in der folgenden Übersicht noch einige Meßergebnisse mitgeteilt (vgl. auch die graphische Darstellung Abb. 9).

Gruppe (♀)	Vorderhirn- breite in cm	Größte Breite des Gehirn- schädels in cm	Größte Höhe des Gehirn- schädels in cm	Augen- durchmesser in cm
Wildtiere (5)	2,48	2,58	2,60	1,51
Gefangenschaftstiere (9)	2,43	2,48	2,55	1,46
Khaki- Campbellenten (5)	2,50	2,82	2,82	1,60
Pekingenten (3)	2,48	2,82	2,95	1,64

II. Teil

Untersuchungen am Kleinhirn

Vorbemerkung

Im folgenden Teil der Arbeit sollen die Kleinhirne von Enten der drei genannten Gruppen auf morphologische Unterschiede untersucht werden.

Wegen der nicht unbedeutenden Verwirrung in der Nomenklatur des Vogelkleinhirns erwies es sich als notwendig, eine Besprechung der verschiedenen Bezeichnungen und der verschiedenen Auffassungen über die Einteilung des Vogelkleinhirns voranzustellen. Der zweite und dritte Abschnitt sind vor allem den vergleichenden Untersuchungen gewidmet, sie beziehen sich auf die allgemeine morphologische Gliederung und die Kleinhirnrinde, berücksichtigen jedoch nicht das zentrale Kleinhirngrau, an dem keine Unterschiede festzustellen waren.

Eine Besprechung der angewandten Methoden an dieser Stelle zu geben, erscheint nicht ratsam, da diese sich wesentlich unterscheiden und besser im Text dargestellt werden.

1. Gliederung des Vogelkleinhirns und Nomenklatur

Murphy (1900), Ingvar (1918), Ariëns Kappers (1921), Kühlenbeck (1927), Haller von Hallerstein (1934) und

Ariëns Kappers, Huber und Crosby (1936) unterscheiden am Vogelkleinhirn drei Hauptabschnitte, die sie als Lobus anterior, medius und posterior bezeichnen. Zwischen Lobus anterior und medius befindet sich die Fissura x , zwischen Lobus medius und posterior die Fissura y . Die Furchenbezeichnungen x und y stammen von Brouwer (1913), der ebenfalls zu der Auffassung kam, daß eine deutliche Dreiteilung vorliegt, denn er unterscheidet einen Vermis anterior, einen Vermis posterior und unterteilt letzteren in eine Pars media und eine Pars posterior.

Wie Ariëns Kappers, Huber und Crosby setzt Larsell (1948) die Fissura von Brouwer der Fissura secunda der Säuger homolog. Er hebt aber hervor, daß in Konsequenz dieser Anschauung der Pyramis rostral, d. h. oberhalb dieser Fissur zu suchen ist. Somit haben Ingvar (1918), Ariëns Kappers (1921) und Ariëns Kappers, Huber und Crosby (1936) als Pyramis fälschlich einen Teil des Cerebellums bezeichnet, der noch der Uvula zugerechnet werden muß.

Die für die Einteilung des Vogelkleinhirns so überaus wichtigen Fissuren prima (x) und secunda (y) — (vgl. Abb. 10 und 11) — sind an Gehirnen von adulten Vertretern der verschiedenen Arten ohne embryologische Studien mitunter schwer zu identifizieren. Zur Identifizierung der Fissura prima auf Medianschnitten (vgl. Abb. 12 bis 15) kann man den Umstand heranziehen, daß der Lobus anterior bei den meisten Arten sehr regelmäßig gebaut ist und aus fünf (mit Einschluß der Lingula) Lobuli oder Folia besteht. Ferner verläuft die Fissura prima gewöhnlich von der dorsorostralen Oberfläche in Richtung auf den dorsalen Zipfel des Kleinhirnvatrikels. Wie aus den Abbildungen der verschiedenen Autoren hervorgeht, erlauben diese Kriterien jedoch nicht immer eine genaue Bestimmung der genannten Furche. Larsell (1948) bestimmte bei der Ente die Fissura prima auf Grund eingehender embryologischer Studien. Ein Vergleich seiner Abbildungen (Abb. 16, Larsell, 1948) mit denen von Brouwer (Abb. XI und XII, Ente) und von Haller von Hallerstein (Abb. 65 und 167, Hausgans) läßt erkennen, daß er zu einer anderen Auffassung gelangt, als sie die genannten Autoren an adulten Tieren gewonnen hatten.

Die Fissura y soll nach Brouwer schon äußerlich leicht zu erkennen sein, „weil sie immer dorsal von der Basis des Flocculus verläuft“ (S. 324). Dies trifft jedoch nicht in allen Fällen zu. Überhaupt unterliegen lateraler Verlauf und laterale Ausdehnung der Fissura secunda selbst innerhalb der Art Schwankungen, wie dem mir vorliegenden Material an Entenkleinhirnen zu entnehmen ist. Ingvar hat als erster darauf aufmerksam gemacht, daß auf Sagittalschnitten die y -Furche (nach seiner Auffassung die Fissura praepyramidalis) bei den meisten Arten dadurch gekennzeichnet ist, daß sie durch Ausbildung von Transversalsepten einen zickzackförmigen Verlauf nimmt. Gewöhnlich fehlen den übrigen Fissuren solche Transversalfurchen,

oder es sind, wie z. B. bei den Corviden, auch die rostral folgenden Fissuren in gleicher Weise gegliedert. Bei den von mir untersuchten 30 Kleinhirnen von Stock- und Hausenten war die Fissura secunda stets in der geschilderten Weise ausgebildet, und auch die von Osborn (1886, S. 533), Larsell (1948, Abb. 16) und Whitlock (1952, Tafel 6) abgebildeten Entenkleinhirns lassen gleiche Verhältnisse erkennen.

In der Einteilung der einzelnen Kleinhirnwindungen folge ich Larsell (1948) und Larsell und Whitlock (1952). Unter Einfluß der Lingula (Folium I) und des Nodus (Folium X) sind 10 Folia oder Lobuli zu unterscheiden, die zum Teil durch sekundäre und tertiäre Fissuren weiter untergliedert sind. Einzelheiten können den Abb. 10—15 entnommen werden. Nach Larsell sind Folium II und III dem Lobulus centralis, Folium IV und V dem Culmen, Folium VI der Declive, Folium VII dem Folium vermis und dem Tuber vermis, Folium VIII dem Pyramis und Folium IX der Uvula der Säuger homolog. In seiner Einteilung des Kleinhirns in Hauptabschnitte weicht Larsell von den früheren Autoren ab, indem er eine Trennung von Corpus cerebelli und Lobus flocculo-nodularis vornimmt und das Corpus cerebelli noch in einen Lobus anterior (Folium I—V) und einen Lobus posterior (Folium VI—IX) zerlegt. Folglich ist der Lobus posterior von Larsell nicht mit dem der früheren Autoren identisch. Da ich bei der Besprechung und Auswertung meiner Ergebnisse vor allem die Untersuchungen von Ingvar (1918) und Larsell (1948) vergleichsweise heranziehe, wurden in der folgenden Übersicht die Auffassungen dieser beiden Autoren über die Einteilung des Vogelkleinhirns und die von ihnen gebrauchten Bezeichnungen zusammengestellt.

Larsell (1948)	Ingvar (1918)
Lobus anterior (Folium I—V)	Lobus anterior (entspricht Folium I—V)
Lobus posterior (Folium VI—XI)	Lobus medius (entspricht Folium VI—VIII)
Lobus flocculo-nodularis (Folium X und Auriculæ)	Lobus posterior (entspricht Folium IX—X)

2. Vergleichende morphologische Untersuchungen an Kleinhirnen von Stockenten, in Gefangenschaft aufgezogenen Stockenten und Hausenten

Es wurden die Kleinhirne von je 10 Stockenten, in Gefangenschaft aufgezogenen Stockenten und Hausenten untersucht. Bei den Hausenten handelt es sich um 5 (2 ♂, 3 ♀) Pekingenten und 5 (2 ♂, 3 ♀) Khaki-Campbellenten. Die beiden anderen Gruppen bestehen jeweils aus 4 ♂, 6 ♀. Von einem Teil der Kleinhirne wurden Sagittal- und Transversalschnitte angefertigt und diese mit Kresylviolett gefärbt oder nach den Methoden von Bielschowsky (Pyridin-Silbermethode) und Bacsich (Markscheidenbeizung) behandelt. Nachdem an Hand von Schnitten eine Orientierung über die Gliederung des Kleinhirnkörpers erfolgt war, ließ sich die Ausbildung der Furchen und Wülste auch schon an medial durchschnittenen Kleinhirnen ermitteln.

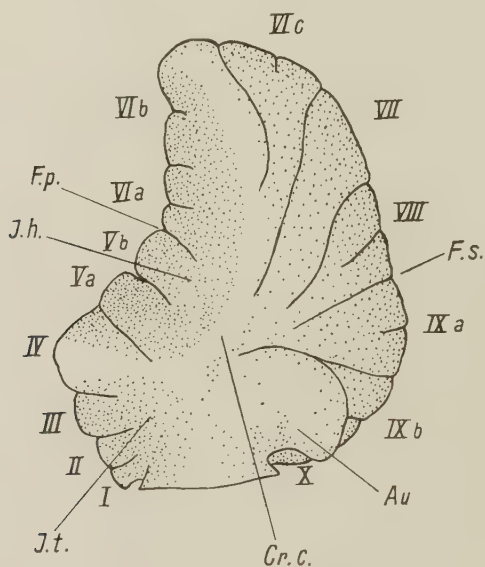


Abb. 10. Kleinhirn einer Stockente (Totalansicht). Vergrößerung etwa 1:4,5

Au. = Auricula; Cr. c. = Crista cerebellaris; F. p. = Fissura prima; F. s. = Fissura secunda; I. h. = Impressio hemisphaerica; I. t. = Impressio tecti

Das Entenkleinhirn ist ein dorso-ventral gestreckter Körper, der sich mit seinem rostralen Teil zwischen die Hemisphären einschiebt und sich diesen, wie auch den Tecti optici eng anlegt. Die Form des rostralen Abschnittes wird somit wesentlich von den benachbarten Gehirnteilen bestimmt, die jederseits Einbuchtungen (Impressio hemisphaerica und Impressio tecti) hervorrufen. Durch

diese Einbuchtungen bildet die Übergangsstelle zum kaudalen, freien Kleinhirnabschnitt eine Kante oder *Crista cerebellaris*; auch zwischen der *Impressio hemisphaerica* und der *Impressio tecti* kommt es zur Ausbildung einer kantigen Erhebung.

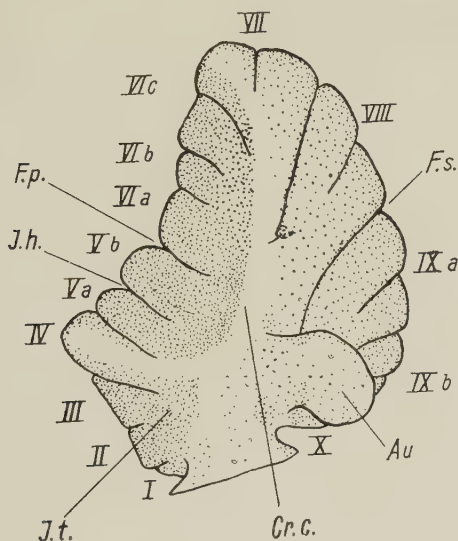


Abb. 11. Kleinhirn einer Hausente. Vergrößerung etwa 1:4,5

Bei einem Vergleich der äußeren Form fällt auf, daß die Kaudalfläche des Kleinhirns von *Crista* zu *Crista* bei sämtlichen Stockenten eine etwas stärkere konvexe Krümmung zeigt als bei den Hausenten. Die *Auriculae* zeigen in Größe und Form eine nur geringe Variabilität und lassen keine Unterschiede erkennen. Die laterale Ausdehnung der Furchen ist bei den einzelnen Kleinhirnen sehr verschieden. Schon eine Betrachtung des Kleinhirns in toto läßt erkennen, daß die Lage der *Crista cerebellaris* nicht konstant ist. Die Abb. 10 und 11 stellen zwei extreme Typen mit unterschiedlicher Lage der *Crista cerebellaris* dar. Wenn man nach medianer Durchschneidung eine Bestimmung der einzelnen *Folia* vornimmt, wie das bei den abgebildeten Kleinhirnen geschehen ist, so zeigt sich, daß die *Crista* in ihrem oberen Teil entweder von *Folium VI* oder von *Folium VII* gebildet wird. Dabei ergeben sich zwischen Kleinhirnen von Stockenten, Gefangenschaftstieren und Hausenten folgende Unterschiede:

Lage der Crista cerebellaris

	VIb	VIc	VII
Wildtiere	8	2	—
Gefangenschaftstiere	7	2	1
Khaki-Campbellenten	—	2	3
Pekingenten	—	—	5

Wie die Übersicht zeigt, besteht zwischen den Stockenten und den hier untersuchten Hausenten ein deutlicher Unterschied in der Lage der Crista cerebellaris.

Als sehr konstant erweist sich dagegen die Lage der Grenzkante zwischen der Impressio hemisphaerica und der Impressio tecti. Sie wird von Folium IV gebildet, das zugleich den am weitesten rostral vorgeschobenen Teil der vorderen Kleinhirnfläche bildet. Nur bei einem Gefangenschaftstier war an die Stelle von Folium IV das Folium Va getreten.

Die vergleichende Betrachtung der äußeren Form läßt somit schon Unterschiede im Bau des Kleinhirns erkennen, die weniger den Lobus anterior, sondern mehr den kaudal folgenden Abschnitt betreffen. Offenbar sind bei den Stock- und Hausenten gewisse Kleinhirnteile in verschiedenem Umfange entwickelt, so daß bei dem geringen zur Verfügung stehenden Raum die Lage der Crista cerebellaris mechanisch bestimmt wird. Zur weiteren Klärung dieser Frage wurden vergleichende Untersuchungen an Medianschnitten durchgeführt. Die Ergebnisse sollen zunächst für den Lobus anterior (Folium I—V), den Lobus medius im Sinne Ingvars (Folium VI—VIII), Folium IX und den Lobus flocculonodularis getrennt geschildert werden.

Lobus anterior. Der Lobus anterior besteht aus fünf Primärfolia. Bei sämtlichen untersuchten Tieren ist Folium V durch eine stark entwickelte Sekundärfurche in zwei Unterabschnitte gegliedert. Während Folium I und III überhaupt nicht variieren, zeigt Folium IV bei einer Hausente (Abb. 15) eine schwach ausgebildete Sekundärfurche. Unter den Stockenten befinden sich fünf, unter den

Gefangenschaftstieren zwei Exemplare, bei denen Folium II deutlich in zwei Sekundärfälle gegliedert ist. Bei Hausenten war eine solche Gliederung von Folium II in keinem Falle zu beobachten.

Es ergibt sich, daß der Lobus anterior nur sehr geringe Unterschiede zwischen der Wild- und Hausform erkennen läßt, und die individuelle Variabilität innerhalb der drei untersuchten Gruppen von Tieren keinen großen Umfang besitzt. Damit wird der schon am Kleinhirn in toto gewonnene Eindruck bestätigt, daß der Lobus anterior verhältnismäßig gleichförmig ausgebildet ist. Dieser Befund verdient auch insofern Interesse, als Ingvar feststellte, daß der Lobus anterior innerhalb der ganzen Klasse außerordentlich konstant ist, während die kaudal folgenden Abschnitte stärkere Unterschiede bei den einzelnen systematischen Gruppen aufweisen.

Lobus medius. Der mittlere Abschnitt des Kleinhirns, begrenzt von der Fissura prima und secunda, variiert in starkem Maße. Zwar besitzt Folium VIII (Pyramis) bei allen 30 untersuchten Tieren ein ziemlich gleiches Aussehen, aber der aus Folium VI und VII bestehende Abschnitt ist so vielgestaltig, daß sich kaum zwei Exemplare mit gleicher Ausbildung dieses Kleinhirnteiles finden lassen. Eine Vorstellung von dieser Vielgestaltigkeit geben die Abb. 12—15.

Folium VI zeigt bei den Stockenten (Wild- und Gefangenschaftstieren) stets die von Larsell bei Vertretern der verschiedensten

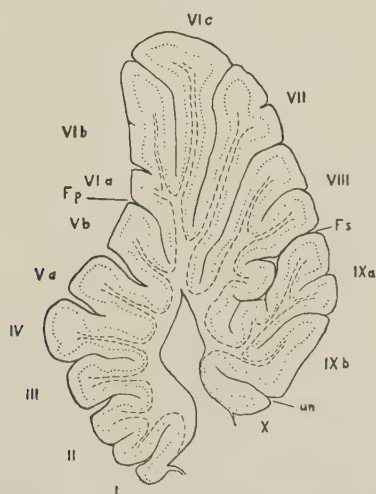


Abb. 12. Medianschnitt durch das Kleinhirn einer Stockente (Wildtiere). Vergrößerung etwa 1:3,5
Fs = Fissura secunda; Fp = Fissura prima; un = Fissura uvulonodularis

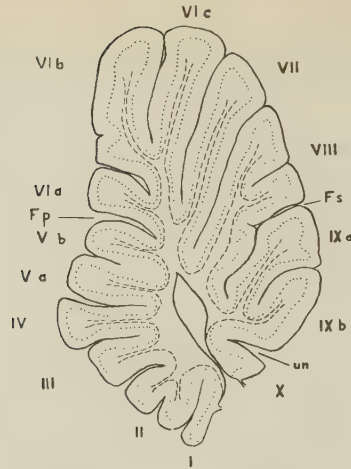


Abb. 13. Medianschnitt durch das Kleinhirn einer Stockente (Gefangenschaftstier). Vergrößerung etwa 1:3,5

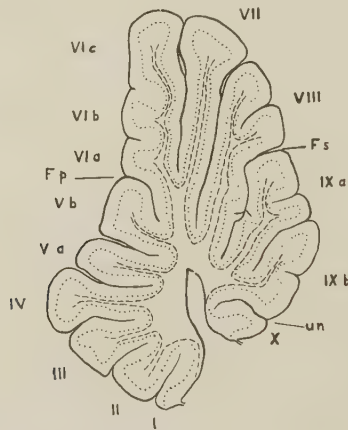


Abb. 14. Medianschnitt durch das Kleinhirn einer Khaki-Campbellente. Vergrößerung etwa 1:3,5

Ordnungen gefundene Gliederung in drei Sekundärfolia, die noch einer tertiären Gliederung unterliegen können. Bei fast allen Stockenten ist auch die Markstrahlung dieser drei Sekundärfolia deutlich ausgeprägt, so daß die Identifizierung keine Schwierigkeiten bereitet. Bei den meisten Hausenten dagegen ist Folium VI so stark abgewandelt, daß eine Bestimmung der Unterglieder *a*, *b* und *c* nicht immer völlig zweifelsfrei gelingt, zumal die Verhältnisse durch die Tertiärfurchen kompliziert sein können (vgl. Abb. 14 und 15).

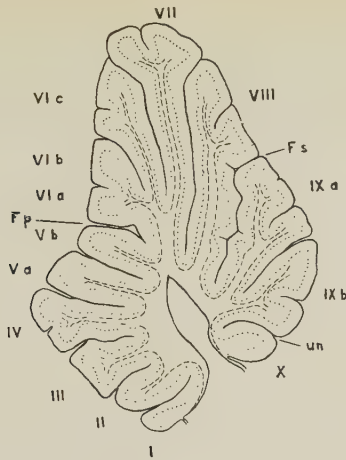


Abb. 15. Medianschnitt durch das Kleinhirn einer Pekingente. Vergrößerung etwa 1:3,5

Im Vergleich zu den Stockenten ist das Folium VI bei den meisten Hausenten weniger gut entwickelt; es ist kleiner und in geringerem Maße differenziert. Bei ihnen beschränkt sich Folium VI auf den rostralen, von den Hemisphären eingeschlossenen Abschnitt des Lobus medius und wird aus diesem Grunde in den meisten Fällen nicht zum Träger der Crista cerebellaris. Bei den Stockenten dagegen, deren Folium VI stark ausgebildet ist, kommt dieses nicht mit dem rostralen Raum aus, erstreckt sich ziemlich weit kaudalwärts und wird auf diese Weise zum Träger der Crista. Selbst in den Fällen, da bei einzelnen Hausenten die Crista cerebellaris über Folium VIc verläuft, zeigt der Medianschnitt, daß das Folium VI sehr schwach entwickelt ist (Abb. 14). Wenn man bedenkt, daß schon die Medianschnitte die geringere relative Größe des Foliums VI bei Kleinhirnen der Hausenten deutlich machen, darüber hinaus aber noch in Rechnung zu stellen ist, daß der vor der Crista cerebellaris gelegene Kleinhirnteil durch die Impressiones hemisphaericae eine viel geringere laterale Ausdehnung besitzt als der durch die Crista repräsentierte und hinter ihr gelegene Teil, so wird klar, daß der quantitative Unterschied hinsichtlich dieses Foliums zwischen Stock- und Hausenten sehr beträchtlich sein muß.

Wie schon oben geschildert wurde, wirkt sich das unterschiedliche Verhalten von Folium VI auf die Lage von Folium VII aus. Folium VII ist entweder unegliedert oder besteht aus zwei Sekundärfolia. Abgesehen von der verschiedenen Lage, die es bei der Haus- und

der Wildform einnimmt, ist es bei beiden etwa in gleichem Umfang entwickelt und mit gleicher Häufigkeit gegliedert.

Zusammenfassend kann für den Lobus medius gesagt werden, daß die Unterschiede zwischen Stock- und Hausenten beträchtlich sind. Auch die individuelle Variabilität ist bedeutend, der Grad der Variabilität innerhalb der einzelnen Gruppen läßt aber keine größeren Unterschiede erkennen.

Auf Grund seiner systematischen Studien konnte Ingvar zeigen, daß der mittlere Abschnitt des Vogelkleinhirns der phylogenetisch jüngste Teil desselben ist, der bei den einzelnen systematischen Gruppen die bedeutendsten Unterschiede aufweist. Damit steht wiederum in Einklang, daß nach den oben mitgeteilten Befunden dieser Kleinhirnabschnitt auch bei Individuen einer Art eine starke individuelle Variabilität besitzt und zum anderen bei den drei Gruppen von Tieren die größten Unterschiede erkennen läßt.

Folium IX. Der Pyramis (*Folium VIII*) besteht aus zwei Subfolia und ist, wie erwähnt, bei sämtlichen untersuchten Tieren in gleicher Weise gegliedert. Die Fissura secunda, wegen ihres gebrochenen Verlaufes die auffälligste Fissur des Entenkleinhirns, trennt den Pyramis von der Uvula (*Folium IX*).

Die Uvula des Entenkleinhirns ist sehr stark entwickelt. Sie besteht stets aus zwei Sekundärfolia (*IXa* und *IXb*), die durch den in allen Fällen deutlich ausgeprägten Sulcus uvularis getrennt sind. *Folium IXa* und *IXb* sind häufig durch Sekundärfurchen weiter untergliedert.

Unter Berücksichtigung des Umstandes, daß das Untersuchungsmaterial für eine gesicherte Auswertung noch zu gering ist, erscheint mir die Aussage berechtigt, daß Geschlechtsunterschiede keine oder eine nur geringe Rolle spielen. Auch die Rassenunterschiede zwischen den Hausenten dürften kaum größere Bedeutung besitzen. Sofern man Geschlecht und Rasse unberücksichtigt läßt, ergibt sich folgendes Zahlenverhältnis:

Gruppe	<i>Folium IXa</i>		<i>Folium IXb</i>	
	gegliedert	ungegliedert	gegliedert	ungegliedert
Wildtiere	8	2	1	9
Gefangenschaftstiere .	7	3	5	5
Hausenten	10	0	7	3

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß die Uvula der untersuchten Hausenten stärker differenziert ist als die der Stockenten; folglich ist der Schluß berechtigt, daß auf Grund der größeren Ringenfläche dieser Kleinhirnabschnitt bei den Hausenten besser ausgebildet ist als bei den Stockenten.

Die interspezifische Variabilität dieses Kleinhirnabschnittes ist nach Ingvar geringer als die des Lobus medius, aber größer als die des Lobus anterior. Die an den drei Gruppen von Enten durchgeführten Untersuchungen ergeben auch für diesen Kleinhirnabschnitt, daß die intraspezifische Variabilität der interspezifischen entspricht.

Lobus flocculonodularis. Folium IXb ist durch die Fissura uvulonodularis von Ingvar (1918), der die Fissura posterolateralis von Larsell (1948) entspricht, vom Nodus getrennt. Die Auriculae stellen seitliche Fortsätze von Folium IXb und dem Nodus dar. Der Uvulaanteil (Lateralfortsatz von Folium IXb) darf nach Larsell (1948) als Paraflocculus, der Nodusanteil als Flocculus aufgefaßt werden. Da die Fissura uvulonodularis auf der Kaudalseite der Auriculae des Entenkleinhirns sehr deutlich ausgeprägt ist, sind Paraflocculus und Flocculus gut zu begrenzen. Die ventrale Begrenzung von Paraflocculus und Flocculus erfolgt bei der Ente in ebenfalls sehr deutlicher Weise durch den äußersten Fortsatz des Recessus lateralis ventriculi quarti.

Die vergleichenden Untersuchungen an Haus- und Stockenten ergaben für den Lobus flocculonodularis keine faßbaren Unterschiede, weder was relative Größe, Umfang der Anteile noch die histologische Struktur anbetrifft.

Die bisherigen Untersuchungen haben ergeben, daß zwischen Stockenten, Gefangenschaftstieren und Hausenten in der morphologischen Gliederung des Kleinhirns und seiner Abschnitte Unterschiede bestehen. Da es nicht genügt, diese morphologischen Unterschiede vergleichend zu beschreiben, wurden die Flächenmaße der einzelnen Abschnitte auf medianen Sagittalschnitten mit Hilfe des Planimeters bestimmt.

Zu diesem Zweck wurden die mit Kresylviolett gefärbten Schnitte mit dem Projektionsapparat 1:12 vergrößert und gezeichnet. Von der tiefsten Einschnittstelle der Fissura prima und der Fissura secunda wurden Verbindungslinien zum dorsalen Zipfel des Kleinhirnventrikels gezogen und auf diese Weise die drei Hauptabschnitte im Sinne von Ingvar, der Lobus anterior, medius und posterior, flächenmäßig begrenzt. Für die gesonderte Ausmessung von Folium VI wurde die tiefste Einschnittstelle der Fissura

praepyramidalis, zwischen Folium VIc und VII gelegen, ebenfalls mit der Ventrikelspitze verbunden. Zur Verwendung kamen Kleinhirne von 4 Stockenten, 4 Gefangenschaftstieren und 4 Hausenten (2 Pekingenten und 2 Khaki-Campbellenten).

In der folgenden tabellarischen Übersicht sind die Anteile der einzelnen Lobi an der Gesamtfläche des medianen Sagittalschnittes in Prozenten angegeben. Die auf der ersten Zeile einer jeden Rubrik genannte Prozentzahl gibt den Durchschnittswert, die darunterstehenden Zahlen geben die Extremwerte an. In der Spalte 3 wurden die Werte für Folium VI, in Spalte 4 die Werte für die Folia VII und VIII gesondert aufgeführt. Wegen der bedeutenden Unterschiede, die Folium VI gezeigt hatte, erschien eine solche Trennung der Anteile des Lobus medius notwendig. Die Fläche der Folia VII und VIII wurde nicht gemessen, sondern als Differenz der Flächen von Lobus medius und Folium VI errechnet.

	1 Lob. ant. %	2 Lob. med. %	3 Fol. VI %	4 Fol. VII u. VIII %	5 Lob. post. %
Wildtiere	30,3 30,0—31,6	51,1 49,2—52,0	21,4 20,3—22,5	29,7	18,6 18,0—19,2
Gefangen- schaftstiere	30,2 29,2—30,7	52,2 50,9—53,8	24,2 22,4—28,3	28,0	17,6 17,0—18,1
Hausenten	31,9 31,4—32,7	46,3 45,1—48,1	11,8 11,3—12,7	34,5	21,7 19,2—23,5

Die gefundenen Prozentwerte zeigen: Der Lobus anterior besitzt bei allen Gruppen von Tieren die gleiche relative Größe, der Lobus medius beider Gruppen von Stockenten ist größer als der der Hausenten, und der prozentuale Anteil des Lobus posterior an der Gesamtfläche erweist sich bei den Hausenten als größer als bei den Stockenten. Folium VI beider Gruppen von Stockenten übertrifft das der Hausenten beträchtlich, zugleich zeigt sich, daß die übrigen Folia des Lobus medius (Folia VII und VIII) bei den Hausenten eine größere relative Fläche einnehmen als bei den Stockenten. Die tabellarische Übersicht läßt ferner erkennen, daß selbst bei einer Untersuchung, die nur Flächenwerte berücksichtigt, die individuelle Variabilität (Extremwerte) des Lobus anterior geringer ist als die der übrigen Abschnitte.

Die bisherigen Ergebnisse der Untersuchungen legen den Gedanken nahe, auch eine Bestimmung der Volumina der einzelnen Abschnitte des Kleinhirns vorzunehmen. Da jedoch eine Bestimmung der Volumina ebenso wie die Flächenbestimmung den Grad der morphologischen Differenzierung (Gliederung der Oberfläche) unberücksichtigt läßt, wurde davon abgesehen. Der Differenzierungsgrad wirkt sich auf die Größe der Rindenfläche aus, und nur die quantitative Bestimmung der Rindenfläche erlaubt endgültige Aussagen über die Proportionierung der Kleinhirnanteile bei Stockenten, Gefangenschaftstieren und Hausenten. Zwar ist die Rinde des Kleinhirns ein dreidimensionales Gebilde, und die Stärke der Rindenschicht auf den Kuppen der Windungen größer als in den eingefalteten Teilen, aber eine Bestimmung der Rindenfläche erschien mir für Vergleichszwecke ausreichend. Eine Verdickung auf den Kuppen erfährt in auffälliger Weise nur das Stratum granulosum, während das Stratum moleculare in geringerem Umfang zunimmt und das Stratum ganglionare (Schicht der Purkinjezellen) stets einschichtig bleibt. Das Stratum ganglionare, das zwischen den beiden anderen Schichten liegt, eignet sich somit am besten für die Flächenberechnung der Kleinhirnrinde.

Die Untersuchung wurde an Kleinhirnen von 3 Stockenten, 3 Gefangenschaftstieren, 3 Pekingenten und 3 Khaki-Campbellenten durchgeführt. Alle Gehirne wurden in gleicher Weise behandelt. Sie befanden sich für 10 bis 13 Monate in 10%igem Formol, wurden nach anschließendem 3wöchigem Aufenthalt in 80%igem Alkohol in Paraffin eingebettet und in Schnitte von 10μ Stärke zerlegt. Jeder 30. der mit Kresylviolett gefärbten Schnitte wurde mit Hilfe des Projektionsapparates im Maßstab 1:10 vergrößert und der Umriß der Purkinjezellschicht gezeichnet. Die Länge der so erhaltenen Linien wurde dann unter Verwendung eines Kurvimeters gemessen. Durch Multiplikation der gefundenen Werte mit dem Abstand der verwandten Schnitte (300μ) ließ sich die Größe der Rindenfläche einer Kleinhirnhälfte und die Rindenfläche einzelner Abschnitte berechnen. Durch Verdopplung der gefundenen Werte ergaben sich die Werte für das ganze Kleinhirn. Seitenunterschiede bleiben bei dieser Methode zwar unberücksichtigt, aber Asymmetrien im Furchenbild der Seiten sind selten, und solche asymmetrischen Kleinhirne wurden für diese Untersuchungen nicht verwandt. Abgesehen von der Zeitersparnis bei der technischen Durchführung der Untersuchungen, erwies sich die Verwendung von nur einer Kleinhirnhälfte als günstig, da dank der planen Schnittfläche alle Objekte bei der Einbettung in gleicher Weise justiert werden konnten und somit durch unterschiedliche Schnittführung bedingte Fehlerquellen ausgeschaltet wurden.

Für die Gesamtfläche der Kleinhirnrinde, unter Einschluß der Auriculæ, wurden folgende Werte gefunden:

Gruppen	Fläche des Cortex in mm ²	Gewicht des Klein- hirns in g	Cortexfläche : Gewicht
Stockenten	490	0,65	75,4
Gefangen- schaftstiere	452	0,56	80,7
Khaki- Campbellenten	392	0,58	67,6
Pekingenten	359	0,55	65,3

In Spalte 2 sind zum Vergleich die Durchschnittsgewichte der untersuchten Kleinhirne nach 10- bis 13monatiger Aufbewahrung in 10%igem Formol angegeben. Die Quotienten von Rindenfläche: Gewicht sollen die Beziehung beider Größen zueinander zum Ausdruck bringen. Während bei den Stockenten auf 0,1 g Kleinhirnmasse 75,4 mm² Rindenfläche kommen, sind es bei den Gefangenschaftstieren 80,7 mm², bei Khaki-Campbellenten 67,6 mm² und bei den Pekingenten 65,3 mm². Dieses Verfahren berücksichtigt zwar die Gesetzmäßigkeit nicht, daß Volumen und Oberfläche eines Körpers in verschiedener Progression wachsen, reicht aber für Vergleichszwecke aus.

In der folgenden Übersicht wurden die Flächenwerte der einzelnen Lobi in Prozents des Gesamtcortex zusammengestellt.

Die Ergebnisse bestätigen die oben festgestellten Befunde. Der Lobus anterior läßt die geringsten Unterschiede zwischen Stock- und Hausenten erkennen, seine Rindenfläche bildet bei allen untersuchten Tieren nahezu den gleichen Anteil an der Gesamtfläche

	1 Lob. ant.	2 Lob. med.	3 Fol. VI	4 Fol. VII u. VIII	5 Lob. post. u. Auric.
Wildtiere	22,4	57,4	27,7	29,7	20,2
Gefangenschafts- tiere	22,8	56,0	26,6	29,4	21,8
Khaki- Campbellenten	23,7	49,4	16,4	33,0	26,9
Pekingenten	24,9	45,9	15,0	33,9	29,2

des Cortex. Der Anteil der Rinde des Lobus medius ist bei den Hausenten bedeutend geringer als bei den Stockenten. Während die Rinde des Lobus posterior bei Hausenten einen größeren Anteil als die des Lobus anterior ausmacht, sind bei den Stockenten die Flächenwerte beider Lobi etwa gleich. Der Rindenanteil des Lobus posterior ist bei den Hausenten größer als bei den Stockenten.

Zwischen wilden Stockenten und Gefangenschaftstieren bestehen keine Unterschiede in der prozentualen Zusammensetzung der Rindenabschnitte. Zwischen den beiden Hausentenrassen ist ein Unterschied festzustellen; die Kleinhirne von Khaki-Campbell-enten stehen denen der Stockenten näher als die der Pekingenten.

Die Übersicht auf Seite 50 oben zeigt, daß die Gesamtfläche des Cortex bei Hausenten und Gefangenschaftstieren kleiner ist als bei wilden Stockenten, und die Übersicht auf Seite 50 unten läßt erkennen, daß die Proportionierung der einzelnen Abschnitte des Kleinhirns bei Stockenten beider Gruppen eine andere ist als bei Hausenten; das bedeutet aber, daß manche Abschnitte des Kleinhirns in der Domestikation in stärkerem Umfang, andere in geringerem Umfang abnehmen, während bei den Gefangenschaftstieren die Rindenfläche aller Einzelabschnitte in etwa gleichem Maße von der Abnahme betroffen sind. Um diese Beziehung deutlich zu machen, wurden die an Kleinhirnen von wilden Stockenten für die Rindenfläche ermittelten absoluten Durchschnittswerte gleich 100 gesetzt und die an Kleinhirnen von Haus- und Gefangenschaftstieren gewonnenen Werte darauf bezogen (s. untenstehende Übersicht).

Wie zu erwarten war, betrifft die Abnahme der Rindenfläche bei den Gefangenschaftstieren alle Kleinhirnabschnitte ziemlich gleichmäßig. Bei den Hausenten dagegen nimmt die Rindenfläche von

Gruppe	Gesamt mm ² %	Lob. ant. mm ² %	Lob. med. mm ² %	VI mm ² %	VII/VIII mm ² %	Lob. post. mm ² %
Wildtiere	490 100	110 100	281 100	136 100	146 100	99 100
Gefangenschaftstiere	452 92,3	103 93,6	253 90,4	120 88,2	133 91,1	94 93,9
Khaki-Campbell-enten	392 80,0	93 84,5	194 69,0	64 47,1	129 88,4	106 107,1
Peking-enten	359 73,2	89 80,9	164 58,3	53 31,6	111 75,6	105 106,1

Folium VI sehr stark ab, während die Rindenfläche des Lobus anterior und der Folia VII/VIII eine geringere Abnahme zeigt und die Rindenfläche des Lobus posterior sogar eine absolute Zunahme erfährt.

Vergleichende histologische Untersuchungen an der Kleinhirnrinde von Stock- und Hausenten ließen keine Unterschiede im Bau und in der Proportionierung der einzelnen Schichten erkennen, auch cytologische Unterschiede waren nicht nachzuweisen.¹

3. Besprechung der Ergebnisse

a) Funktionelle Bedeutung der einzelnen Abschnitte

Um die funktionelle Bedeutung der an Kleinhirnen von Stock- und Hausenten ermittelten morphologischen Unterschiede bewerten zu können, sollen die Ergebnisse von in der Literatur vorliegenden Arbeiten herangezogen werden. In den Untersuchungen, die der Klärung der funktionellen Bedeutung der einzelnen Abschnitte des Vogelkleinhirns gewidmet sind, kamen drei Methoden zur Anwendung. Unter Verwendung der älteren neurologischen Methoden (Degenerationstechnik, Verfolgung der Markscheidenbildung) haben vor allem Friedländer (1898), Ramón y Cajal (1908), Shimazono (1912), Ingvar (1918), Sanders (1929) und zuletzt Whitlock (1952) die Faserverbindungen des Kleinhirns der Vögel untersucht. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß im Cortex des Kleinhirns nahezu alle afferenten Bahnen endigen, während die efferenten Züge ausschließlich dem zentralen Kleinhirngrau entspringen. Für die Kenntnis der Lokalisation der Endstätten der einzelnen afferenten Bahnen sind die Arbeiten Ingvars (1918) und Whitlocks (1952) von besonderer Wichtigkeit.

Whitlock hat ferner als erster neurophysiologische Methoden angewandt. Er stellte mit Hilfe des Oszillographen fest, in welchen Abschnitten des Kleinhirns nach Reizung eines freigelegten größeren Nervs, eines bestimmten Bezirks der Körperoberfläche oder eines Sinnesorgans bioelektrische Ströme auftreten, d. h., in welchen Teilen der Kleinhirnrinde durch diese Reizung Neuronentätigkeit bewirkt wird.

Larsell (1948) und in gewissem Umfang auch schon Ingvar (1918) bedienten sich noch eines weiteren Verfahrens, um Aussagen über die funktionelle Bedeutung einzelner Kleinhirnabschnitte machen zu können. Larsell, der, wie erwähnt, die Kleinhirne verschiedener Arten untersuchte, geht davon aus, daß zwischen dem relativen Entwicklungsgrad bestimmter Kleinhirnabschnitte und der Eigenart der funktionellen Leistung des be-

¹ Gleiches gilt für die zentralen Kleinhirnkerne (Senglaub, K.: Aufbau und mikroskopische Anatomie des zentralen Kleinhirngraus der Ente. Wiss. Zeitschrift d. Karl-Marx-Univ., Leipzig 7 (1958) 73—76).

treffenden Organismus Beziehungen bestehen müssen, daß folglich z. B. bei guten Fliegern bestimmte Kleinhirnabschnitte besser entwickelt sein werden als bei schlechten Fliegern. Der Wert dieser Methode wird durch die Tatsache unterstrichen, daß Whitlock (1952) die von Larsell erzielten Ergebnisse im wesentlichen bestätigen konnte.

Ein Vergleich der Resultate meiner Untersuchungen mit den Ergebnissen dieser Arbeiten zeigt folgendes:

Koordinationsgebiete der Motorik. Die dem Muskelsystem entstammenden spino-cerebellaren Bahnen endigen in der Rinde der Folia II—V und in der Rinde des rostralen Teils der Declive (Folium VI); eine schwächere spino-cerebellare Faserung zieht zur Uvula (Folium IX). Nach Whitlocks Untersuchungen empfangen Folium II und III vor allem Faserzüge aus der Schwanzmuskulatur, die Folia IV und V Faserzüge aus der Muskulatur der hinteren Extremitäten und Folium V sowie der rostrale Abschnitt der Declive Faserzüge, die ihren Ursprung in der Flügelmuskulatur nehmen.

Es ist zu erwarten, daß bei Hausenten, Tieren mit geringem oder fehlendem Flugvermögen, die zentralen Koordinationsgebiete für die Flügelmuskulatur geringer entwickelt sind als bei den Stockenten. Das ist auch tatsächlich der Fall und kommt besonders in der starken Rückbildung, die das Folium VI bei den Hausenten erfährt, zum Ausdruck. Die Ursache dafür, daß Folium V bei den Hausenten nicht in diesem Maße abnimmt, sehe ich darin, daß dieser Abschnitt zugleich das Koordinationsgebiet für die Beinmuskulatur darstellt, die bei Hausenten einer stärkeren Beanspruchung unterliegt und stärker entwickelt ist als bei Stockenten (vgl. Darwin, 1868; Timmann, 1919).

Endstätten trigemino-cerebellarer Faserzüge. Wie Untersuchungen unter Verwendung der Degenerationsmethode (Ingvar, Whitlock) gezeigt haben, erreichen spino-cerebellare Faserzüge nur den rostralen Abschnitt der Declive. Die gesamte Declive bildet dagegen nach den neurophysiologischen Untersuchungen von Whitlock die Endstätte der trigemino-cerebellaren Faserung. Diese, dem frontalen sensiblen Trigeminskern entspringenden Züge endigen nach Whitlock ausschließlich in der Declive. Die Degenerationsmethode hatte bisher keine sicheren Resultate gebracht, da bei Verletzungen stets andere Faserungen in Mitleidenschaft gezogen waren. Larsell (1948) kam nach der von ihm angewandten Methode zu dem Schluß, daß die große

exteroceptive Komponente des Trigeminus der Ente mit der auffälligen Größe der Declive bei dieser Art in Beziehung stehen müsse.

Wie meine Untersuchungen ergaben, ist bei den Hausenten nicht nur der rostrale Teil der Declive, sondern die gesamte Declive stark rückgebildet, d. h., das gesamte Projektionsgebiet der trigemino-cerebellaren Faserung ist bei den Hausenten schwächer entwickelt als bei den Stockenten. Ob die Projektionsbahn selbst geringeren Umfang hat, ist nicht zu entscheiden, da die Faserzüge kein geschlossenes Bündel bilden. Die absolute Größe des Ganglion gasseri ist bei Haus- und Stockenten dieselbe; die Querschnitte aller drei peripheren Trigeminusäste erwiesen sich bei den Hausenten als größer als bei den Stockenten. Es handelt sich somit nicht um eine Rückbildung des gesamten Trigeminussystems, sondern nur um eine Rückbildung der cerebellaren Projektionsgebiete.

Endstätten tecto-cerebellarer Faserzüge. In der Rinde von Folium VII und VIII, auch im kaudalsten Abschnitt der Declive endigen tecto-cerebellare Faserzüge. Whitlock erhielt bei direkter Reizung des Tectum opticum einen Effekt von Folium VII, bei photischer und akustischer Reizung Effekte von Folium VII, VIII und gelegentlich dem kaudalsten Abschnitt der Declive. Er hält es für berechtigt, diesen Teil des Kleinhirns als „audio-visual area“ zu bezeichnen. Dieses Projektionsgebiet erfährt bei den Hausenten eine nur geringe Rückbildung.

Folium IX. Neben einigen spino-cerebellaren Faserzügen, die zu Folium IX (Uvula) ziehen, empfangen Folium IX, X (Nodus) und die Auriculae den Vestibulariskernen entspringende Faserzüge. Nach Larsell (1948) ist dieser Kleinhirnabschnitt als Korrelationsgebiet für spino-cerebellare, vestibulare und andere Impulse anzusehen, die für das Gleichgewicht beim Fliegen, Laufen und Schwimmen Bedeutung haben. Meine Untersuchungen ergaben, daß diese Region bei den Hausenten stärker gegliedert ist und eine größere Rindenoberfläche besitzt als bei den Stockenten. Da angenommen werden darf, daß der Gleichgewichtssinn für Tiere mit geringem Flugvermögen eine geringere Bedeutung besitzt als für gut fliegende Formen, erscheint dieser Befund überraschend.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die Veränderungen, die das Kleinhirn in der Domestikation erfährt, nur zum Teil eine funktionelle Erklärung gestatten. Während für die Motorik eine solche Erklärung teilweise gegeben werden kann, ist das für die übrigen Komponenten kaum möglich.

b) Beziehungen zur Körpergröße

Seine Untersuchungen an Vögeln verschiedener systematischer Stellung und Lebensweise führten Ingvar zu dem Schluß, „daß die höhere Differenzierung des Kleinhirns mehr von der Körpermasse an und für sich als von einer erhöhten Muskeltechnik abhängig ist“ (S. 297). Ferner schreibt er (S. 298): „Ich habe nur einen Faktor gefunden, der das Kleinhirn kompliziert macht, nämlich die Körpergröße.“ Das gilt nach Ingvar in erster Linie für den Lobus medius (entspricht Folium VI—VIII), während die rostralen und kaudalen Abschnitte in sehr gleichförmiger Weise differenziert sind. Ingvar gibt an, daß der Lobus medius bei großen Formen nicht nur stärker differenziert ist, sondern auch an relativer Größe gewinnt. Nach den Befunden an Stock- und Hausenten liegen hier die Verhältnisse gerade umgekehrt, bei der größeren Hausform ist der mittlere Abschnitt des Kleinhirns (Folium VI bis VIII) nicht stärker differenziert und relativ kleiner als bei der Wildform.

Weiter teilt Ingvar mit (S. 300): „daß bei kleineren Vögeln der Lobus posterior einen viel größeren Teil vom Kleinhirn ausmacht als bei größeren“. Auch zu dieser Feststellung stehen die an Wild- und Haustier gefundenen Ergebnisse in Widerspruch, denn gerade dieser Teil des Kleinhirns ist bei der Hausform gegenüber der Wildform vergrößert und sogar etwas stärker differenziert.

Es ergibt sich somit, daß die Veränderungen in der Domestikation besonderer Natur sind und in anderer Richtung verlaufen, als es nach den an Wildvögeln gewonnenen Erkenntnissen zu erwarten wäre.

c) Die individuelle Variabilität

Im experimentellen Teil wurde schon darauf hingewiesen, daß diejenigen Abschnitte, die bei Hausenten die stärksten Abwandlungen erfahren, zugleich die größte individuelle Variabilität besitzen; und es wurde darauf aufmerksam gemacht, daß sich bei einem Vergleich der an Entenkleinhirnen gewonnenen Befunde mit den von Ingvar (1918) gesammelten Erkenntnissen ergibt, daß die innerartliche Variabilität der einzelnen Lobi mit der artlichen Variabilität dieser Abschnitte übereinstimmt.

Bisher sind bei den morphologischen Beschreibungen von Kleinhirnen der verschiedenen Vogelarten individuelle Unterschiede wenig beachtet worden. Meist liegen den Untersuchungen nur wenig Exemplare, oft nur ein einziges

zugrunde. Beiläufige Bemerkungen über die individuelle Variabilität in der Ausbildung der Fissuren und Windungen finden sich bei Reisinger (1916), Brouwer (1918) und Larsell und Whitlock (1952). In all diesen Fällen handelt es sich um domestizierte Formen. Reisinger fand bei Haushühnern (4 Exemplare) 15 bis 17 und bei Haustauben (4 Exemplare) 10 bis 19 Querwülste. Brouwer untersuchte 2 Exemplare der Hausente und vermerkt einen geringen Unterschied in der Furchung des kaudalen Teils. An 5 Kleinhirnen von Haushühnern stellte er eine unterschiedliche Ausbildung der Markstrahlung fest. Larsell und Whitlock (1952) heben hervor, daß das von ihnen abgebildete Taubenkleinhirn eine stärkere Faltenbildung aufweist als das von Larsell (1948) untersuchte. Sie betonen, daß die Unterschiede nicht auf die verschiedene Behandlungsweise der Objekte zurückzuführen sind, und geben an, daß es unbekannt ist, „wether this difference is due to age, size or development of the individual birds from which the cerebella were taken“ (S. 584).

Von Wildvögeln haben die meisten Autoren nur je ein einzelnes adultes Exemplar untersucht. Lediglich Larsell und Whitlock (1952) haben mehrere Exemplare von *Bubo virginianus saturatus* Ridgeway (10 Stück) und *Asio flammeus flammeus* Pontoppidan (2 Stück) zur Verfügung gehabt und diese an Hand von Mediansehnitten untersucht. Eine Bemerkung über individuelle Unterschiede bei diesen Exemplaren findet sich jedoch in ihrer Arbeit nicht.

Es könnte somit der Eindruck entstehen, daß die individuelle Variabilität in der Gliederung des Vogelkleinhirns bei domestizierten Formen größer ist als bei Wildtieren. Nach meinen Untersuchungen trifft das nur für Folium VI zu, das bei Hausenten vielgestaltiger ist als bei Stockenten. Das von Larsell (1948) abgebildete Kleinhirn einer Stockente zeigt aber eine ganz andere Gestaltung des Folium VI als die von mir untersuchten Kleinhirne. Bei diesen Kleinhirnen sind dem Folium VI zwei weitere Folia (VI₁ und VI₂) vorgelagert, die bei keinem der von mir untersuchten Exemplare vorhanden waren. Bei Berücksichtigung der Befunde von Larsell kann also nicht davon gesprochen werden, daß die individuelle Variabilität des Kleinhirns bei der Hausform größer ist als bei der Wildform.

Bemerken möchte ich noch, daß bei Verwendung von Stockentenkleinhirnen eines solchen Typus, wie er auf der genannten Abbildung von Larsell dargestellt wird, die Unterschiede zwischen Kleinhirnen von Stock- und Hausenten noch viel stärker hervortreten würden. Whitlock (1952) bildet die Konturen eines median durchschnittenen Stockentenkleinhirns ab, und auch dieses Kleinhirn gehört dem gleichen Typus an. Obwohl von beiden Autoren Fundorte nicht angegeben werden, darf angenommen werden, daß die von Larsell (1948) und Whitlock (1952) bearbeiteten Stockenten der nordamerikanischen Population entstammen. Möglicherweise bestehen zwi-

sehen Kleinhirnen von nordamerikanischen und mitteleuropäischen Stockenten Unterschiede, die durch verschiedene Körpergröße bedingt sind. Der Klärung dieser Frage müssen spezielle Untersuchungen gewidmet werden.

d) Die Wirkung von Domestikation und Gefangenschaft

Stephan (1954b) kam auf Grund seiner Untersuchungen am Vorderhirn von Wild- und Haustieren (1951 und 1954a) und von Wild- und Gefangenschaftstieren (1954b) zu der Auffassung, daß mit großer Wahrscheinlichkeit die Veränderungen in der Domestikation anderer Natur sind als diejenigen, die sich bei Gefangenschaftstieren während der ersten und zweiten Generation der Gefangenhaltung herausbilden. Nach meinen Untersuchungen trifft das gleiche für das Kleinhirn der Ente zu. Eine Gegenüberstellung der an Kleinhirnen von Hausenten und Gefangenschaftstieren ermittelten Abweichungen von der Wildform gibt die nachstehende Übersicht.

Domestizierte Tiere	Gefangenschaftstiere
1. Relative Rindenfläche (bezogen auf absolutes Kleinhirngewicht) nimmt gegenüber der Wildform ab.	Relative Rindenfläche (bezogen auf absolutes Kleinhirngewicht) nimmt gegenüber der Wildform zu.
2. Die Abnahme der Rindenfläche trifft die Einzelabschnitte nicht gleichmäßig (Lob. post. sogar Zunahme).	Die Abnahme der absoluten Rindenfläche trifft alle Einzelabschnitte ungefähr gleichmäßig.
3. Als Folge von 2. ist die Proportionierung der Abschnitte eine andere als bei der Wildform.	Als Folge von 2. ist die Proportionierung der Abschnitte annähernd die gleiche wie bei der Wildform.

Stephan (1951) konnte nachweisen, daß im Bau des Gehirns verschiedener Schweinerassen Unterschiede bestehen. In diesen rassischen Unterschieden sieht er einen Beweis für die erbliche Grundlage der in der Domestikation entstandenen Veränderungen. Auch an den Kleinhirnen von Khaki-Campbellenten und Pekingenten waren Unterschiede festzustellen. Die Khaki-Campbellenten, eine leichte, auf Legeleistung gezüchtete Rasse, stehen im Bau des Kleinhirns den Stockenten näher als die schweren, auf Mastfähigkeit gezüchteten Pekingenten.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. An Stockenten, in Gefangenschaft aufgezogenen Stockenten und Hausenten (Khaki-Campbellenten und Pekingenten) werden vergleichende Wägungen und Messungen vorgenommen. Da zwischen den Stock- und Hausenten große Unterschiede im Körpergewicht bestehen und die Gefangenschaftstiere gegenüber den wilden Stockenten eine deutliche Gewichtsminderung zeigen, müssen die ermittelten Organgewichte für den Vergleich auf das Körpergewicht bezogen werden (relatives Organgewicht = absolutes Organgewicht in Prozenten des Körpernettogewichtes; relative Organlänge = absolute Organlänge in Prozenten $\sqrt[3]{\text{Körpernettogewicht}}$). Da zwischen den relativen Organgewichten und der Körpergröße (Körpergewicht) gesetzmäßige Beziehungen bestehen (Größenregel), muß nach einem Weg gesucht werden, der es gestattet, die Wirkung des Faktors Körpergröße zu bestimmen, um über den Einfluß von Domestikation und Gefangenschaftshaltung Aussagen machen zu können. Das gelingt durch Verwendung der von anderen Autoren für die einzelnen Organe berechneten „somatischen Exponenten“ (Klatt), die angeben, in welcher Weise die Körpergröße die Organgewichte beeinflusst.

Die Ergebnisse der vergleichenden Untersuchungen sind folgende: Domestikation und Gefangenschaft bewirken eine Abnahme des Herzgewichtes; der Grad der Abnahme ist in beiden Fällen der gleiche. Daraus darf gefolgert werden, daß das Herzgewicht allein durch funktionelle Anpassung bestimmt wird. Geschlechtsunterschiede konnten nicht festgestellt werden.

Lebergewicht, Gewicht des Kaumagens und Darmlänge werden durch Domestikation und Gefangenschaftshaltung nicht beeinflusst. Da in der Nahrungsqualität zwischen den Wild-, Gefangenschafts- und Hausenten keine großen Unterschiede bestanden haben, erscheint dieser Befund erklärlich. Nur die Weibchen der Khaki-Campbellenten besitzen ein durchschnittlich höheres Lebergewicht. Die Ursache wird in der hohen Legeleistung dieser Rasse und den sich daraus ergebenden Besonderheiten des Stoffwechsels (Speicherung von Reservestoffen) gesehen. Aus dem gleichen Grunde findet sich nur bei den Khaki-Campbellenten ein Geschlechtsunterschied im Lebergewicht. Eine Geschlechtsdifferenz in der Darmlänge besteht nicht.

Das Hirngewicht der Hausenten ist gegenüber dem der Wildtiere deutlich verringert. Die Abnahme des Hirngewichtes ist bei den Hausentenerpeln größer als bei den Weibchen. Die Gefangenschaftstiere zeigen gegenüber den Wildtieren keine (oder eine nur geringe) Abnahme des Hirngewichtes. In allen drei Gruppen besitzen die Erpel deutlich schwerere Gehirne als die Weibchen.

Die Unterschiede in der Hirnform zwischen Stock- und Hausenten sind vor allem auf eine verschiedene räumliche Anordnung der Kopforgane zurückzuführen, die letztlich durch die Körpergrößendifferenz bewirkt ist.

2. Die Kleinhirne von Stockenten (Wild- und Gefangenschaftstieren) und Hausenten zeigen schon äußerlich Unterschiede, indem die *Crista cerebellaris* bei ersteren über *Folium VI*, bei den Hausenten über *Folium VII* verläuft. Hervorgerufen wird dieser Unterschied durch die unterschiedliche Ausbildung einzelner Kleinhirnabschnitte bei Stock- und Hausenten. Während der *Lobus anterior* nur geringe Unterschiede in Größe und Differenziertheit erkennen läßt, ist *Folium VI* bei den Stockenten größer und stärker differenziert als bei den Hausenten. *Folium IX* dagegen ist bei den Hausenten stärker gegliedert und relativ größer als bei den Stockenten. Die Unterschiede zwischen Wild- und Gefangenschaftstieren und die Unterschiede zwischen den beiden Hausrassen sind gering.

Flächenmessungen an der Kleinhirnrinde bestätigen diese Befunde. Die Abnahme der absoluten Rindenfläche betrifft bei den Gefangenschaftstieren alle Einzelabschnitte des Kleinhirns gleichmäßig. Bei den Hausenten dagegen nimmt gegenüber den Wildenten die Rindenfläche des *Folium VI* viel stärker ab als die des *Lobus anterior* und der *Folia VII/VIII*, während die Rindenfläche des *Lobus posterior* sogar größer ist als bei den Stockenten. Es ergibt sich eine unterschiedliche Proportionierung der Kleinhirnabschnitte bei Stock- und Hausenten.

Die relative Rindenfläche (bezogen auf das absolute Kleinhirngewicht) nimmt bei den Hausenten gegenüber den Wildtieren ab.

Die Veränderungen, die das Kleinhirn der untersuchten Hausenten gegenüber dem der Stockenten zeigt, lassen sich zum Teil aus der veränderten funktionellen Leistung der Hausenten erklären.

Die veränderte Proportionierung der Kleinhirnabschnitte bei den Hausenten ist nicht eine Folge der Körpergrößenzunahme.

Ein Vergleich mit den von Ingvar ermittelten Ergebnissen ergibt, daß der Grad der intraspezifischen Variabilität der einzelnen Abschnitte des Kleinhirns dem Grad der interspezifischen Variabilität entspricht.

Zusammenfassung (Kurzfassung)

Domestikation und Gefangenschaft bewirken bei Enten eine Abnahme des Herzgewichtes, Lebergewicht, Kaumagengewicht und Darmlänge werden nicht nachweisbar beeinflußt. Das Hirngewicht erfährt bei den Hausenten eine Minderung. Die Hirnform ist von der Körpergröße abhängig. Zwischen Kleinhirnen von Stockenten und Peking- sowie Khaki-Campbellenten bestehen deutliche morphologische Unterschiede. Die Proportionierung der einzelnen Kleinhirnabschnitte ist verschieden.

Schrifttum

- Ariëns Kappers, C. U.: Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Haarlem 1921.
- Ariëns Kappers, C. U., G. C. Huber and E. C. Crosby: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. New York, The Macmillan Co., 1936.
- Brouwer, B.: Über das Kleinhirn der Vögel, nebst Bemerkungen über das Lokalisationsproblem im Kleinhirn. *Fol. neuro-biol.* **7** (1913) 349—377.
- Darwin, Ch.: Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übersetzung aus dem Englischen von J. V. Carus. Stuttgart, Schweizerbart, 1868.
- Friedländer, A.: Untersuchungen über das Rückenmark und das Kleinhirn der Vögel. *Neur. Zbl.* **17** (1898) 351—379.
- Groebbels, F.: Der Vogel. Berlin, Gebr. Borntraeger, 1932.
- Haller, A. v.: *Elementa physiologiae corporis humani*. Tome IV, Lausanne, 1762.
- Haller v. Hallerstein, V.: Äußere Gliederung des Zentralnervensystems. Im Handb. vgl. Anat. der Wirbeltiere von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch Bd. **2**, 1. Hälfte, S. 1—318, Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg, 1934.
- Harde, K. W.: Die Organproportionierung bei zwei Mäusezuchtstämmen mit sehr verschiedener Körpergröße. *Zool. Jb. Physiol.* **65** (1955) 439—458.
- Harder, W.: Studien am Darm von Wild- und Haustieren. *Z. Anat.* **116** (1951) 27—51.
- Herre, W.: Neue Ergebnisse zoolog. Domestikationsforschung. *Zool. Anz.* **14**, Suppl. (1950) 40—54.
- Domestikation und Stammesgeschichte. In: Heberer, Evolution der Organismen. Stuttgart, Gustav Fischer, 1955.
- Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung nach Studien am Hirn. *Verh. D. Zool. Ges. i. Erlangen* (1956) 144—214.

- Hofer, H.: Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels, besonders über den der Spechte und Steiſhühner. Zool. Jb. Anat. **69** (1948) 1—158.
- Der Gestaltwandel des Schädels der Säuger und Vögel, nebst Bemerkungen über die Schädelbasis. Verh. Anat. Ges. 50. Vers. Marburg. 1952.
- Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi*, nebst Bemerkungen über einige aiorhynche Säugerschädel und die Stirnhöhlenfrage. Z. wiss. Zool. A **157** (1954).
- Ingvar, S.: Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns. Fol. neuro-biol. **11** (1918) 205—495.
- Klatt, B.: Über die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation. S. B. Ges. naturf. Fr. Berlin (1912).
- Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. Biol. Zbl. **39** (1919) 406—420.
- Studien zum Domestikationsproblem I, Untersuchungen am Hirn. Bibl. genet. **2** (1921).
- Gefangenschaftsveränderungen bei Füchsen. Jen. Z. Med. u. Nat. **67** (1932) 452—468.
- Gefangenschaftswirkung und Domestikation. Forsch. u. Fortschr. **9** (1933).
- Das Säugetiergroßhirn als zoologisches Problem. Zool. Anz. **153** (1954).
- Klatt, B., und Vorsteher: Studien zum Domestikationsproblem II. Bibl. genet. **6** (1923) 1—106.
- Kuhlenbeck, H.: Vorlesungen über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere. Jena, Gustav Fischer 1927.
- Larsell, O.: The development and subdivisions of the cerebellum of birds. J. comp. Neur. **89** (1948) 123—189.
- Larsell, O., and D. G. Whitlock: Further observations on the cerebellum of birds. J. comp. Neur. **97** (1952) 545—566.
- Lapicque, L.: Les poids encephaliques en fonction du poids corporel entre individus d'une meme espece. Bull. Soc. Anthropol. Paris, Ser. V, T. 8 (1907) 313—345.
- Murphy, C.: Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Vögel. Diss. Berlin 1900.
- Niethammer, G.: Handbuch der deutschen Vogelkunde, II. Bd., Leipzig. Akad. Verlagsges. 1938.
- Osborn, H. F.: The origin of the corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the vertebrata, II. Teil, Morph. Jahrb. **12** (1886) 530—543.
- Ramon y Cajal, S. R.: Los ganglios centrales del cerebello de los aves. Trab. Labor. biol. **6** (1908) 177—194.
- Reisinger, L.: Das Kleinhirn der Hausvögel. Zool. Anz. **47** (1916) 189—198.
- Rensch, B.: Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. Zool. Jb. Physiol. **61** (1948) 337—412.
- Sanders, E. B.: A consideration of certain bulbar, midbrain, and cerebellar centers and fiber tracts in birds. J. comp. Neur. **49** (1929) 155—222.
- Schlabritzky, E.: Die Bedeutung der Wachstumsgradienten für die Proportionierung der Organe verschieden großer Haushuhnrasen. Z. Morph.u. Ökol. Tiere **41** (1953) 278—310.

- Shimazono, J.: Das Kleinhirn der Vögel. Arch. mikr. Anat. **80** (1912) 397—449.
- Stephan, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirns von Wild- und Haustieren. Zool. Jb. Anat. **71** (1951) 487—586.
- Vergleichende Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren II. Die Oberfläche des Allocortex bei Wild- und Hausform von *Epimys norvegicus* Erxl. Morph. Jb. **93** (1954a) 425—471.
- Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren III. Die Oberfläche des Allocortex bei Wild- und Gefangenschaftsfüchsen. Biol. Zbl. **73** (1954b) 96—115.
- Sutter, E.: Studien zur vergleichenden Morphologie der Vögel. 1. Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln. Denkschr. Schweiz. naturf. Ges. LXXV (1943) 1—110.
- Timmann, O.: Vergleichende Untersuchungen an Haus- und Wildenten. Zool. Jb. Physiol. **36** (1919) 621—656.
- Tugarinow, A. R., und L. A. Portenko: Atlas der jagdbaren und wirtschaftlich nutzbaren Vögel und Säugetiere der UdSSR. Moskau 1950 (russ.).
- Whitlock, D. G.: A neurohistological and neurophysiological study of afferent fiber tracts and receptive areas of the avian cerebellum. J. comp. Neur. **97** (1952) 567—623.

Dr. Konrad Senglaub,
Leipzig C 1, Talstraße 33

Balkenmangel bei hereditärem, hypersekretorischen Hydrocephalus

Von

H. Groß und E. Kaltenbäck¹

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 30. März 1958)

Der Balkenmangel, über den bereits eine große Zahl von Publikationen vorliegt, ist eine der häufigsten cerebralen Verbildungen. Bei unserem Material, das insgesamt 106 Fälle cerebraler Entwicklungsstörungen aller Art einschließlich der Mißbildungen mit blastomatösem Einschlag umfaßt, finden sich 15 Fälle von Balkenmangel. Ein Fall davon bietet durch seine bisher noch nicht beschriebene Kombination mit einem progredienten und hereditären Hydrocephalus hypersecretorius Besonderheiten, die zur Publikation Anlaß geben. (Dem Vorstand der Prosektur „Am Steinhof“, Frau Prim. Dr. B. Uiberrak, sei auch an dieser Stelle für die Überlassung des Materials herzlichst gedankt.)

Krankengeschichte der Sch. Wilhelmine

Familienanamnese (es liegt nur die Angabe der Mutter vor, eigene Untersuchungen fehlen): Der Vater soll als Kind sehr häufig an Kopfschmerzen gelitten haben. Vaters Vater war angeblich Trinker. Zwei Brüder des Vaters hatten einen Wasserkopf und starben im Alter von 3 bzw. 5 Jahren. Eine Schwester der Patientin ist gesund. Eigenanamnese: 2. Kind; Mutter bei der Geburt 28jährig. Normaler Schwangerschaftsverlauf, die Geburt erfolgte rechtzeitig und komplikationslos. Geburtsgewicht 2650 g, Körperlänge 52 cm. Schon bei der Geburt wurde eine Vergrößerung des Kopfes mit einem Umfang von 42 cm festgestellt. Das Kind soll sich von

¹ Mit Unterstützung des Felix-Mandl-Fonds der Stadt Wien zur Förderung der wissenschaftlichen Arbeit in den städtischen Krankenanstalten.

allem Anfang an langsam entwickelt haben, habe jedoch mit 8 Monaten sitzen gelernt, später bereits einige Worte gesprochen und selbständig gegessen. Krampfanfälle wurden nie beobachtet. Nach der Beschreibung dürfte das psychische Entwicklungsniveau etwa dem eines 1jährigen Mädchens entsprechen haben. 14 Tage vor der Aufnahme setzte ein rapider Entwicklungsrückschritt ein. Es kam zu häufigem Erbrechen, das zur Anstaltsaufnahme Anlaß gab.

Klinischer Befund (im Alter von $3\frac{4}{12}$ Jahren): Körperlänge 81 cm; Gewicht 12 kg; Kopfumfang 53,5 cm. Für das Alter zu kleines Mädchen in mittelmäßigem Ernährungszustand. Der auffallend große Hirnschädel ist im Bereich des Hinterhauptes stark abgeflacht. Die Stirne ist besonders breit und vorgewölbt. Über den Zustand der Fontanellen ist nichts vermerkt. Auffallend weiter Augenabstand (Hypertelorismus) bei leichter Mikrophthalmie und angedeutetem Epikanthus. Breite, plumpe Sattelnase. Die Ohrmuscheln sind mangelhaft modelliert. Der Mund wird meist offengehalten, die Zunge erscheint zu groß und rissig. Vollständiges, gut erhaltenes Milchgebiß. Auffallend kurze und plumpe Extremitäten, besonders kurze Finger (Brachydaktylie), keine Vierfingerfurchen. Die Gelenke sind überstreckbar. Die Haut ist blaßgrau, leicht livid marmoriert. Hände und Füße sind mangelhaft durchblutet. Unter dem rechten Schulterblatt findet sich ein kleiner Naevus vasculosus. Die Muskulatur ist schwächlich und schlaff, der Knochenbau mittelkräftig.

Der neurologische Befund ergibt einen herabgesetzten Tonus der Muskulatur bei leicht gesteigerten Eigenreflexen. Pathologische Reflexe fehlen. Der Gang ist sehr unsicher. An den Hirnnerven läßt sich kein krankhafter Befund erheben (eine Untersuchung des Augenhintergrundes liegt nicht vor). Psychisch zeigt sich das Mädchen bei der Untersuchung gänzlich teilnahmslos, ohne Antrieb. Es blickt nicht nach einem vorgehaltenen Spielzeug, ergreift es höchstens bei Berührung, hält es für kurze Zeit fest, betrachtet es jedoch kaum und hantiert nicht damit. Auf akustische Reize erfolgt keine eindeutig positive Reaktion. Es reagiert auch nicht beim Heranbringen der Speise. Die Mutter wird während eines Besuches nicht mehr erkannt. Sprachverständnis und sprachliche Äußerungen fehlen vollkommen.

Die Liquoruntersuchung ergibt bis auf eine deutliche Erhöhung des Druckes keinen abnormen Befund. Die Pneumencephalographie zeigt bei unzureichender Luftfüllung eine hochgradige Ausweitung der Seitenventrikel. Die serologischen Untersuchungen auf Lues in Blut und Liquor sind negativ.

Verlauf: Während des einmonatigen Anstaltsaufenthaltes kommt es zu einer rapiden Verschlimmerung des Allgemeinzustandes. Es treten bulbäre Erscheinungen, vor allem in Form von Schluckstörungen auf. Die Nahrungsaufnahme wird immer geringer. Unter hohem Fieber, das mangels einer anderen erkennbaren Ursache als zentral bedingt angesehen wird, tritt schließlich der Tod ein.

Klinische Vermutungsdiagnose: Erblicher, progredienter Wasserkopf mit mongoloiden Zügen, Idiotie, motorischer Rückständigkeit. Tod an zentraler Atemlähmung.

Aus dem Körpersektionsprotokoll knöchernes Schädeldach 150:155 mm. Auffallend weite Herzkammern. Sonst kein abnormer Befund, insbesondere keine Mißbildungen.

Ergebnis der Hirnsektion (137/1/56)

Das Gehirn wurde erst nach langjähriger Formolfixierung seziiert und wog in frischem Zustand mit dem Liquor der Hirnkammern 1170 g. Die bei der Körpersektion seinerzeit festgestellten Hirndruckerscheinungen im Bereich der Kleinhirntonsillen sind nach der Formolfixation nicht mehr nachzuweisen.

Die Großhirnhemisphären sind bedeutend größer, als der Norm entsprechen würde, und die Relation zwischen Groß- und Kleinhirn ist zugunsten des ersteren verschoben. Die Leptomeninx ist über der Konvexität leicht verdickt und getrübt, die pialen Venen sind hyperämisch. Die Dura mater liegt zur Untersuchung nicht vor. Da frontal die Leptomeninx über beide Hemisphären hinwegzieht, so kann geschlossen werden, daß die große Hirnsichel in diesem Bereich reduziert gewesen sein muß. Die Windungen der Konvexität sind nicht gröber auffällig. Der Temporalpol zeigt beiderseits, bedingt durch den inneren Hydrocephalus, sehr verbreiterte und plumpe Windungen. Der Boden des 3. Ventrikels ist beträchtlich nach außen vorgewölbt. Riechlappen und Sehnervenfazikel sind ohne Besonderheiten, die Corpora mamillaria scheinen zu fehlen. Hirnstamm und Kleinhirn zeigen bei äußerer Betrachtung keine Abweichung von der Norm. Das Foramen Magendi und die Foramina Luschkae sind durchgängig.

Auf dem Mittelhirnschnitt findet sich ein beträchtlich ausgeweiteter Sylvischer Aquaedukt mit einem mittleren Durchmesser von etwa 4 mm. Auf den Schnitten durch die Brücke, das Kleinhirn und die Medulla oblongata ist der 4. Ventrikel sehr erweitert und das Marklager des Kleinhirns beträchtlich verschmälert. Die Plexus chorioidei des 4. Ventrikels sind gegenüber der Norm deutlich vermehrt.

Auf den Frontalschnitten durch die Großhirnhemisphären ergibt sich folgender Befund (Abb. 1): Sämtliche Ventrikelanteile sind vor allem auf Kosten des reduzierten Marklagers, aber auch darüber hinausgehend hochgradig ausgeweitet. Im Bereich der 2. und 3. Temporalwindung ist das Mark bis auf die U-Fasern verschwunden. Die Ventrikelwand erscheint überall glatt und nicht gehöckert. Die Windungen sind allgemein etwas verschmälert, und die Furchen, insbesondere die Sylvischen, klaffen. Im Interhemisphärenspalt findet sich auf einem Schnitt in der mittleren Stammganglienöhe beträchtlich vermehrtes Mesenchym; auch die Leptomeninx ist hier stärker als über der Konvexität verdickt. Der Balken fehlt, soweit es makroskopisch zunächst beurteilt werden kann, in allen Abschnitten. Seine Stelle nimmt auf beiden Seiten ein ventral sich an den Gyrus cinguli anschließendes, fronto-occipital ziehendes, sehr zartes Markbündel, das sogenannte Balkenlängsbündel, ein, das medial wieder mit den etwas stärkeren und beträchtlich von der Mittellinie abstehenden Fornixkörpern verlötet ist. Den dorsalen Abschluß des mächtig ausgeweiteten 3. Ventrikels bildet die gegen den Interhemisphärenspalt vorgewölbte Lamina epithelialis. Als seinen rostralen Abschluß finden

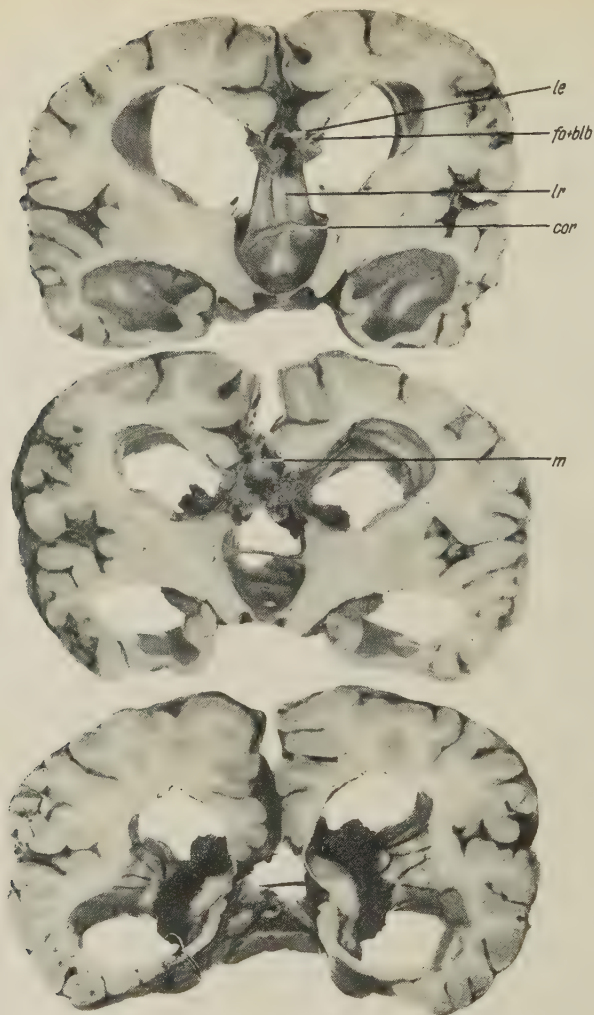


Abb. 1. Frontalschnitte durch die Großhirnhemisphären (Beschreibung im Text; Abkürzungen: blb = Balkenlängsbündel, cor = Commissura rostralis, fo = Fornix, le = Decke des 3. Ventrikels, lr = Lamina rostralis, m = Mesenchym des Interhemisphären spaltes)

wir in der Reihenfolge von oral nach dorsal zunächst die Lamina terminalis, die außergewöhnlich ausgedehnt erscheint, dann die sichtlich hyperplastische rostrale Kommissur und über dieser, gleichsam als Fortsetzung der Lamina terminalis, eine weitere, zwischen den aufsteigenden Fornixsäulen gelegene und artefiziell gefaltete, dünne Transversallamelle, die in die Decklamelle des 3. Ventrikels überzugehen scheint. Die Fornixsäulen bilden ihrerseits wieder in diesem Bereich den caudalen Abschluß der medialen Hemisphärenwand

und umschließen ein enorm vergrößertes Foramen Monroi. Die Plexus der Seitenventrikel und des 3. Ventrikels, an sich in normaler Lage, erscheinen hyperplastisch. Die Taenia thalami und chorioidea sind beiderseits samt dem angrenzenden Teil des Thalamus, vor allem seinem ventralen Kerngebiet, in die Richtung zum Fornix verzogen. Die Massa intermedia ist ebenso wie die rückwärtige Kommissur vorhanden, aber beträchtlich ausgedehnt. Das Ammonshorn erscheint etwas hypoplastisch.

Mikromorphologische Untersuchungen

Es wurden mehrere Blöcke von Großhirn, Hirnstamm, Kleinhirn sowie vom Rückenmark in Paraffin eingebettet. An Färbungen wurden angewandt: Zellfärbung mit Kresylviolett, Haematoxylin-Eosin; Gliafärbung nach Kanzler-Arendt; Markscheidenfärbung nach Heidenhain. Der besonders interessierende Bereich der vorderen Kommissuren wurde der stufenmäßigen Serienschnittuntersuchung zugeführt.

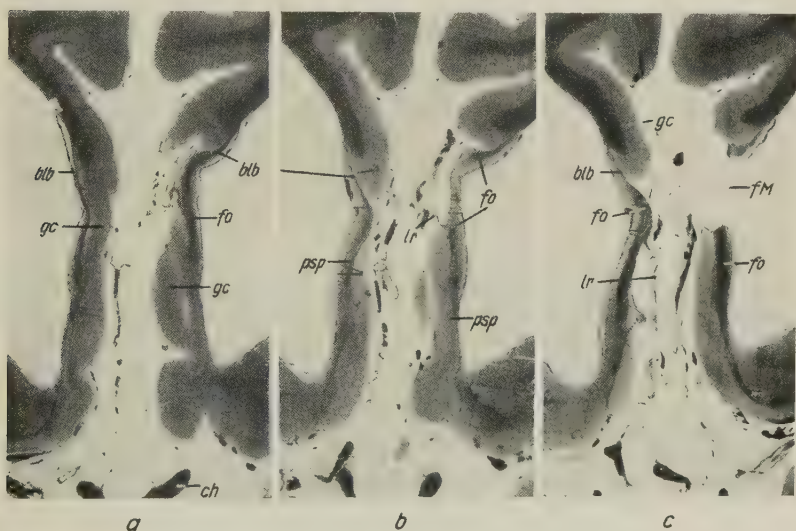


Abb. 2. Fronalschnitte im Bereich des vorderen Kommissurensystems; Markscheidenübersicht (Heidenhain) (Beschreibung im Text; Abkürzungen: blb = Balkenlängsbündel, ch = Chiasma, fm = Foramen Monroi, fo = Fornix, gc = Gyrus cinguli, lr = Lamina rostralis, psp = Pedunculus septi pellucidi)

Ein Schnitt in der Höhe des Chiasma (Abb. 2a) zeigt im etwas verbreiterten Interhemisphärenspalt mäßig Mesenchym. Die mediale Wand der mächtig ausgeweiteten Seitenventrikelvorderhörner ist links zur Gänze von der dem Gyrus cinguli angehörenden Rinde bedeckt. Sie trägt gegen den Ventrikel zu einen dünnen Markbelag, der sich bei näherer Betrachtung als aus drei Teilen bestehend herausstellt. Dorsal findet sich ein breiterer Markstreifen, der das eigentliche Mark des Gyrus cinguli bildet; von diesem geht

ein dünnes, ventral an Stärke zunehmendes Bündel aus, das, wie aus den weiter caudal gelegenen Schnitten hervorgeht, dem Balkenlängsbündel entspricht. Es ist vom dritten Teil des Markstreifens, der ventral den abgeflachten Striatumkopf medial umfaßt und in die Capsula externa einstrahlt, deutlich abgesetzt. Rechts liegt der Schnitt etwas weiter caudal. Die Rinde des Gyrus cinguli ist nach ventral und dorsal bereits zurückgewichen, und die mediale Hemisphärenwand wird an dieser Stelle vom Markbündel der hier schon getroffenen Fornixsäule gebildet. Diese geht ohne sichere Abgrenzung in das im Vergleich zum Fornix noch schwächere Balkenlängsbündel über und ist vom Ventrikel durch den dünnen Belag eines mark- und ganglienzellfreien Saumes geschieden. Die Abgrenzung gegen das ventrale Faserbündel ist scharf.

Auf einem Schnitt wenige Millimeter weiter rückwärts (Abb. 2b) finden wir links ähnliche Verhältnisse, wie sie eben für die rechte Seite beschrieben wurden, nur wird hier der rindenfreie Teil der Hemisphärenwand nicht vom Fornix, sondern von einer Formation gebildet, die nach ihrem feingeweblichen Aufbau nur als Septumblatt aufzufassen ist. Sein Markgehalt ist geringer als der des Fornix, die Faserung zeigt den Übergang in den typischen Pedunculus septi und führt zum Tuberculum olfactorium. Oben geht sie in das an dieser Stelle besonders schwächere Balkenlängsbündel über. Gegen den Ventrikel findet sich wieder ein ganglienzell- und markfaserfreier Saum. Auf der rechten Seite befinden wir uns bereits knapp vor dem Foramen Monroi, und die Fornixsäulen sind in einen ventralen und dorsalen Teil geschieden. Letzterer ist kaum vom Balkenlängsbündel, ersterer nicht von der Septumfaserung zu differenzieren. Im Interhemisphärenspalt finden wir nun überall Fragmente der dünnen Lamina rostralis, die auf der rechten Seite zum Teil mit dem Fornix in Verbindung stehen und auch wenige Markfasern enthalten. Noch weiter rückwärts (Abb. 2c) findet sich links die Fornix-

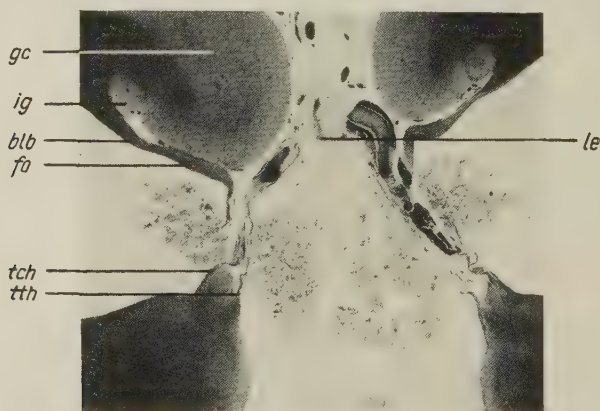


Abb. 3. Frontalschnitt in Höhe der Massa intermedia; Markscheidenfärbung — Übersichtspräparat. (Abkürzungen: blb = Balkenlängsbündel, fo = Fornix, gc = Gyrus cinguli, ig = Induseum griseum, le = Decke des 3. Ventrikels, tch = Taenia chorioidea, tth = Taenia thalami)

faserung, die von der etwas blässeren Faserung des Septum deutlich zu unterscheiden ist. Auf der anderen Seite sieht man das Foramen Monroi. Der dorsale Teil des Fornix ist schwächer geworden und steht unmittelbar mit dem sehr zarten Längsbündel in Konnex. Im Interhemisphärenspalt finden sich nunmehr vermehrte, dünnwandige und ausgeweitete Gefäße. Die rostrale Kommissur ist, da sie artefiziell gewunden ist, auf keinem Schnitt zur Gänze getroffen.

Auf einem Schnitt in der Höhe der Massa intermedia (Abb. 3) sieht man knapp unter der Rinde des Gyrus cinguli die weit von der Mittellinie abstehenden Fornixkörper, die lateral mit den sehr zarten Balkenlängsbündeln in Verbindung stehen. Im Winkel zwischen Balkenlängsbündel, Rinde und Mark des Gyrus cinguli befindet sich auf beiden Seiten ein im Querschnitt nahezu kreisförmiges, gegenüber der Norm deutlich vergrößertes Induseum griseum mit einer sehr schwächtigen Stria Lancisii. Media¹ trägt der Fornixkörper seine Taenia. Der Nucleus anterior des Thalamus ist, wie erwähnt, beträchtlich in dorsaler Richtung verzogen und zeigt die nahe beisammenstehende Taenia thalami und chorioidea. Die epitheliale Decke des hochgradig ausgeweiteten 3. Ventrikels ist weit dorsalwärts verschoben und in den Interhemisphärenspalt vorgewölbt. Die Plexus der Seitenventrikel und des 3. Ventrikels sind quantitativ vermehrt (Abb. 4). Ihr Epithel ist fast durchgehend — und dies gilt auch für den Plexus des 4. Ventrikels — einreihig und kubisch. Nur selten trifft man auf kurzen Strecken hochprismatische Elemente. Das Mesenchym der Tela chorioidea ist beinahe überall stark vermehrt, und man

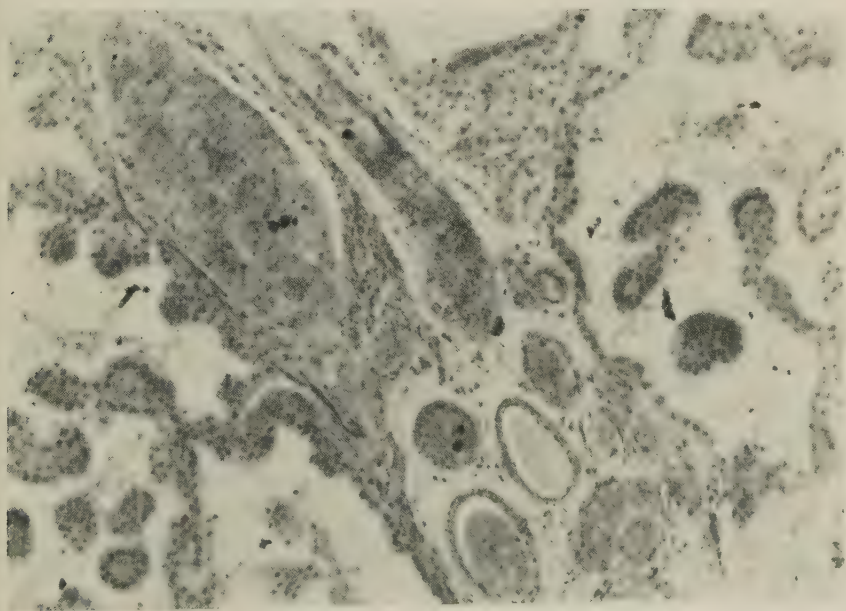


Abb. 4. Plexus chorioideus des 4. Ventrikels (Haematoxylin-Eosin)



Abb. 5. Mesenchym des Interhemisphärenspaltes (Haematoxylin-Eosin) Verdicktes leptomeningeales Gewebe bei *lm*; Rudiment der Dura mater bei *dm*; stark ausgeweitete, dünnwandige Gefäße im Bereich der Tela chorioidea bei *g*

sieht hier eine große Zahl stark ausgeweiteter, dünnwandiger Gefäße, die zum Teil prall mit Blut gefüllt sind (Abb. 5). Die Endothelschichte der Gefäße ist stellenweise verdickt. Von der Decke des 3. Ventrikels ragt ein kleiner Sporn straffen Bindegewebes nach Art der Dura mater in den Interhemisphärenspalt. Er geht auf beiden Seiten in das lockere und gefäßreiche Mesenchym der Fissur über. Gegen die Mantelkante zu findet sich die Rinde beiderseits von einer dicken und gefäßlosen Arachnoidea bedeckt, in der sich aber keinerlei entzündliche Residuen nachweisen lassen.

Von den übrigen erhobenen Befunden ist als wesentlich noch die Hypertrophie des Plexus des 4. Ventrikels zu erwähnen. In der Groß- und Kleinhirnrinde sind abgesehen von mäßigen Zellerichtungen keine besonderen Abweichungen von der Norm zu verzeichnen, das gleiche gilt auch für den feingeweblichen Aufbau der Stammganglien. Die Marklager von Groß- und

Kleinhirn sind wohl hochgradig reduziert, zirkumskripte Ausfälle fehlen jedoch. Das Ventrikelependym erscheint normal angelegt, nur sporadisch trifft man kurze, ependymfreie Strecken. Hier sieht man auch ganz vereinzelt Veränderungen im Sinne einer Ependymitis granularis. Die Sehnervenfaszikel sind normal bemerkt. Faserглиosen fehlen mit Ausnahme einer eben angedeuteten des Dentatumhilus so gut wie gänzlich. Medulla oblongata und Rückenmark zeigen an den untersuchten Stellen keine größeren Veränderungen.

Epikrise der klinischen und morphologischen Befunde

Es handelt sich um ein im Alter von 3 Jahren und 4 Monaten verstorbenes Mädchen mit einem seit der Geburt bestehenden und später progredienten Wasserkopf, Hypertelorismus, angedeuteter Mikrophthalmie, Zeichen des Mongolismus, allgemeiner Hypotonie der Muskulatur und hochgradiger, einer Idiotie entsprechenden Demenz. Familienanamnestisch ist das Vorkommen eines Wasserkopfes bei zwei im Kindesalter verstorbenen Geschwistern des Vaters bemerkenswert. Der Tod der Patientin erfolgte unter den Zeichen des gesteigerten Hirndruckes.

Der Hirnbefund ist durch das Vorliegen eines kompletten Balkenmangels und hochgradigen Hydrocephalus internus gekennzeichnet. Der Balken fehlt zur Gänze, und an seiner Stelle finden sich lediglich sehr zarte, in das Hemisphärenmark übergehende und fronto-occipital ziehende Balkenlängsbündel. Sie stehen medial mit den abnorm von der Mittellinie entfernten Fornixkörpern in Verbindung. Die Lamina terminalis ist stark ausgeweitet, die rostrale Kommissur deutlich hypertrophisch. Über der letzteren findet sich als Fortsetzung der Lamina terminalis eine quere Lamelle, die sich zwischen den Fornixsäulen erstreckt und dorsal in die weit in den Interhemisphärenspalt vorgewölbte Lamina epithelialis des 3. Ventrikels übergeht. Die Lamelle enthält spärlich Markfasern, die zum Teil in den Fornix einstrahlen. Die beiden Blätter des Septum pellucidum sind, soweit sie als Teil des Althirns anzusehen sind, in allen charakteristischen Anteilen nachzuweisen. Der Hydrocephalus, der alle Abschnitte der inneren Liquorräume einschließlich des Sylvischen Aquaedukts umfaßt, ist ursächlich zunächst nicht erklärbar, da Zeichen abgelaufener entzündlicher Vorgänge sowie Abflüßhemmnisse des Liquors mit ziemlicher Sicherheit ausgeschlossen werden können. Auffallend ist der Befund am Mesenchym des Interhemisphärenspaltes und der Plexus chorioidei. Die Falx cerebri ist im Frontalbereich reduziert, findet sich aber als rudimentärer Sporn

der Lamina epithelialis ventriculi tertii aufgesetzt. Das Plexus-epithel selbst ist wohl vermehrt, aber sonst kaum verändert. In der Tela chorioidea findet sich jedoch eine beträchtliche Anhäufung stark erweiterter und cavernomatös anmutender Gefäße. Die Arachnoidea des Interhemisphärenspaltes ist sehr verdickt.

Diskussion der Befunde

Bei der Besprechung der Befunde möchten wir vom Balkenmangel ausgehen. Einschränkend wollen wir jedoch gleich bemerken, daß der vorliegende Fall wegen der schweren, durch den Hydrocephalus bedingten Veränderungen zum Studium morphogenetischer Fragen nicht sonderlich geeignet erscheint. Immerhin können wir auf Grund der eigenen, an 14 weiteren Fällen von Balkenmangel gewonnenen Erfahrungen zu einigen hierher gehörenden Problemen Stellung nehmen.

Im allgemeinen unterscheidet man einen kompletten von einem partiellen Balkenmangel, wobei bei letzterem entsprechend der rostrocaudalen Entwicklung des Balkens immer nur rückwärtige Abschnitte mit dem Splenium fehlen können. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist der Defekt partiell, und es sind fast immer Rudimente des Balkens in der Gegend seines Knies nachzuweisen. Wir können diese Erfahrungen auf Grund unserer eigenen Befunde bestätigen und darüber hinausgehend feststellen, daß sich auch bei Fällen, die bei der Betrachtung mit freiem Auge zunächst als kompletter Mangel imponierten, mit Hilfe von Serienschnittuntersuchungen in der gleich zu besprechenden Lamina rostralis kommissurale Fasern auffinden lassen. An Stelle des Balkens finden wir in der Regel im lateralen Winkel des Seitenventrikels einen fronto-occipital verlaufenden und im Querschnitt meist kommaförmigen Markfaserstreifen, der erstmalig von Probst als Balkenlängsbündel bezeichnet wurde und über dessen Genese bis heute keine einheitliche Auffassung besteht. Der Mangel des Balkenlängsbündels ist gemäß Ostertag unter anderen ein charakteristisches Merkmal für das Vorliegen einer primären dysraphischen Störung im Bereich des vorderen Neuroporus. Medial steht das Balkenlängsbündel nahezu immer mit dem Fornix in Konnex, dessen Divergieren von der Mittellinie die Ausbildung einer Commissura hippocampi unmöglich macht und unseres Erachtens ein sehr signifikantes Merkmal der Balkenhypoplasien überhaupt darstellt. Die rostrale Kommissur kann, wie mehrfach und auch von uns beobachtet, bei der Balkendysgenese

in allen Anteilen mangeln, normal vorliegen oder aber, wie im gegenständlichen Fall, hyperplastisch sein. Die Lamina terminalis, die bekanntlich jene Stelle ist, an der sich nach Sternberg und Politzer bei Embryonen von 5 mm Länge der Neuroporus anterior schließt, wird selten als defekt angegeben. Bei unserem Fall ist sie, bedingt durch die Ausweitung des 3. Ventrikels, beträchtlich vergrößert. Die breite Querlamelle oberhalb der rostralen Kommissur, die von de Morsier als suprakommissuraler Anteil der Lamina terminalis bezeichnet wird, entspricht unseres Erachtens nichts anderem als einer sehr verbreiterten Lamina rostralis, die normalerweise als dünner, zwischen den Septumformationen befindlicher Strang die rostrale Kommissur und das Rostrum des Balkens miteinander in Verbindung setzt. Beim Balkenmangel finden wir sie jedoch fast immer als breite, zwischen den Fornixsäulen ausgespannte, quere Lamelle, die dorsal entweder vom Balkenknie, soweit ein solches nachgewiesen werden kann, abgeschlossen wird oder aber in die epitheliale Decke des 3. Ventrikels übergeht, wie es im gegenständlichen Fall beobachtet werden kann. Über die Bedeutung der wenigen, diese Lamelle durchziehenden Markfasern kann keine Aussage gemacht werden, insbesondere ist es sehr fraglich, ob sie als kommissurale Fasern eines rudimentär gebliebenen Balkens angesprochen werden können. Wichtig erscheint uns vor allem der Umstand, daß trotz dem anscheinend kompletten Balkenmangel ein Septum nachweisbar ist. Über die Orthogenese des Septum pellucidum besteht keine einheitliche Auffassung. Die Mehrzahl der Autoren nimmt mit Hochstetter an, daß es aus dem zwischen Balkenanlage und rostraler Kommissur befindlichen, faserfreien Teil der Kommissurenplatte entsteht und mit dem Auswachsen des Balkens in caudaler Richtung zu einer dünnen, durchscheinenden Platte ausgezogen wird. Innerhalb dieses Septums bildet sich gemäß Hochstetter durch Resorptionsvorgänge bei Embryonen von etwa 100 mm Steißscheitellänge ein Spalt, der sich zum späteren Cavum septi pellucidi ausweitet. Andere Autoren, vor allem vergleichende Neuroanatomen nehmen wie Kappers an, daß das Septum ein Teil der medialen Hemisphärenwand ist und nur durch das rostrale Auswachsen des Balkens in dessen Bogen einbezogen und von der übrigen Septumformation abgeschnitten wird. Daß beim kompletten Balkenmangel kein orthologisch entwickeltes Septum pellucidum vorhanden sein kann, ist schon aus architektonischen Gründen allein plausibel. Ohne daß an Hand dieses Falles

auf diese Probleme näher eingegangen werden soll, müssen wir festhalten, daß trotz dem mangelnden Balken ein zwar atypisches, aber doch in allen Anteilen erkennbares Septum nachzuweisen ist. Es ist zwar nicht zwischen Balken und Fornix ausgespannt, wird aber immerhin dorsal vom Balkenlängsbündel, caudal vom Fornix, rostral von der medialen Hemisphärenwand abgeschlossen und geht ventral in einen Pedunculus septi pellucidi über. Ob sich aus diesem Befund, der im übrigen in den wesentlichen Punkten bei allen unseren Fällen von Balkenmangel anzutreffen war, Schlüsse bezüglich der Orthogenese des Septums aus der medialen Hemisphärenwand ableiten lassen, werden erst unsere weiteren im Gange befindlichen Untersuchungen erweisen. Signifikant erscheint uns auch das weite Abstehen der Septumblätter und der Fornixsäulen von der Mittellinie, ein Verhalten, wie wir es übereinstimmend bei fast allen unseren Fällen beobachten konnten.

Als zweiter, wesentlicher Befund muß nun der Hydrocephalus internus besprochen werden, der in annähernd gleichmäßiger Weise alle Ventrikelanteile betrifft und zu einer erheblichen Zunahme des Gesamthirnvolumens mit terminalen intrakraniellen Druckerscheinungen führte. Benda differenziert zweckmäßig 4 verschiedene Formen des kindlichen Hydrocephalus: 1. der dysgenetische (Mißbildungs-) Hydrocephalus, zu dem die sogenannte Vesiculocephalie und Hydranencephalie gerechnet werden; 2. der Hypersekretionshydrocephalus, der einer abnormen Liquorproduktion zugeschrieben werden kann; 3. der Obstruktionshydrocephalus und schließlich 4. der Hydrocephalus, der durch eine verminderte Liquorresorption verursacht wird.

Wenn bei unserem Fall schon durch den Balkenmangel zweifellos eine cerebrale Entwicklungsstörung vorliegt, so ist die Ausweitung der Hirnkammern hier nicht so ohne weiteres als Mißbildungshydrocephalus im engeren Sinne anzusprechen, da dieser zumeist einen ganz anderen Charakter trägt. Er ist eigentlich mehr ein Hydrocephalus *e vacuo*, der durch die mangelhafte Ausbildung des Hirnmantels bedingt ist und nicht mit einer Vermehrung des Hirnvolumens einhergeht. Der beim Balkenmangel in der Regel anzutreffende Hydrocephalus vor allem der Temporo-occipitalhörner der Seitenventrikel und des 3. Ventrikels ist nie so hochgradig wie bei unserem Fall und ist, wie es auch aus unserem Material geschlossen werden kann, auf eine primäre myelogenetische Störung des Hemisphärenmarkes zurückzuführen. Dafür spricht die häufig zu findende, erheb-

liche Fasergliose in diesem Bereich. Progrediente Hydrocephalien als Folge von Entwicklungsstörungen sehen wir aber einerseits beim Verschluß des Sylvischen Aquaeductes durch dysgenetische Gliosen (Colmant) und aus bis heute nicht geklärten Gründen bei den lumbalen Dysraphien. Beide Ursachen kommen für unseren Fall nicht in Betracht. Für das Vorliegen des hier gleich vorweggenommenen Obstruktionshydrocephalus besteht, da alle Liquorwege sogar weiter als bei der Norm gefunden wurden, ebenfalls keinerlei Anhaltspunkt.

Zu diskutieren bleiben also nur der Hydrocephalus hypersecretorius und aresorptivus übrig. Der erstere wird auf eine Überfunktion des Plexus chorioideus, der heute allgemein zumindest als die Hauptproduktionsstätte des Liquor cerebrospinalis angesehen wird, zurückgeführt. Die Möglichkeit seiner Entstehung wird zwar von vielen namhaften Autoren, wie zum Beispiel Benda und C. de Lange in Abrede gestellt, doch sind die unter anderen von Braunstein und Martin erhobenen Befunde bei Plexuspapillomen mit Hydrocephalus unseres Erachtens eine nicht wegzuleugnende Tatsache, die die Ansicht der erstgenannten Autoren eindeutig zu widerlegen scheint. Als letzter verfißt Lund die These des Hydrocephalus hypersecretorius. Er fand bei operativ gewonnenem Plexusmaterial eine an angiomatöse Mißbildungen erinnernde Vaskularisierung des Plexusstromas und starke Formschwankungen des Plexusepithels mit zum Teil hochprismatischen Zellen und apikalen Vacuolen. Diese Veränderungen werden als Ausdruck einer mangelhaften Differenzierung frühembryonaler Strukturen aufgefaßt. Bei unserem Fall ist das Plexusepithel selbst wohl in allen Abschnitten des Plexus quantitativ ohne papillomatöse Entartung vermehrt, an sich aber herrscht das kubisch geformte Element bei weitem vor. Die mengenmäßige Ausbildung des Plexus erinnert jedoch gleichfalls an embryonale Verhältnisse, wie sie etwa Schaltenbrand bei Embryonen von 15 mm Länge zeigt. Mit den stark ausgeweiteten, dünnwandigen und vermehrten Gefäßen finden wir uns in Übereinstimmung zu den von Lund erhobenen Befunden, die er als weiteren Grund für eine vermehrte Durchblutung und damit für die erhöhte Liquorproduktion ansieht.

Die starke Ausbildung des Mesenchyms im Interhemisphärenspalt und im Bereich der Plexus chorioidei kann unseres Erachtens mit Ostertag auch als ein dysraphisches Symptom aufgefaßt werden. Dies wäre mit Ostertag so zu erklären: Zu einem früh-

embryonalen Zeitpunkt liegt das gefäßführende Mesenchym der Lamina terminalis eng an, ist zur Zeit der Balkenentstehung besonders mächtig und bildet sich physiologischerweise erst vom 5. Embryonalmonat an zurück. Wenn die Rückbildung unterbleibt, so ist dies als ein den Verbildungen des Neuralrohres koordiniertes Geschehen anzusprechen. In analoger Weise, wie bei Fehlbildungen der Raphe Mesenchym in den bleibenden Spalt beim Schluß des Neuralrohres eindringen und sich dort in verschiedene Derivate wie Fettgewebe, Angiome und fibromatöse Verbildungen ausdifferenzieren kann, ist dies auch beim Schluß der Deckplatte möglich. Die diesbezüglichen Veränderungen unseres Falles wären somit als dysraphische Fehlmesenchymation und der Hydrocephalus als deren Folge aufzufassen. Zu einer ähnlichen Ansicht gelangte Giordano, der den Mißbildungshydrocephalus auf eine vermehrte Liquorproduktion bei Fehlmesenchymation zurückführte. Auch die Reduktion der Falx im Frontalbereich ist nach Ostertag als ein dysraphisches Großhirnäquivalent anzusprechen. Der von Ostertag erwähnte Befund eines in der Mitte verdünnten Balkens mit festverhaftetem, hyperplastischem Mesenchym weist zu unserem Fall ebenfalls Analogien auf, nur daß hier der Balken zur Gänze fehlt und das Mesenchym direkt mit der epithelialen Decke des 3. Ventrikels verbunden ist. Die Vorwölbung dieser Decke gegen den Interhemisphärenspalt im gegenständlichen Fall ist unseres Erachtens ein Abortivmerkmal der in diesem Bereich gelegentlich beschriebenen „Zysten“ (Förster publizierte beispielsweise auf Grund eines operativen Eingriffes einen derartigen Fall mit einer weit in den Interhemisphärenspalt vorragenden „Zyste“, die er allerdings als Diverticulum paraphysarium des 3. Ventrikels bezeichnete). Es ist merkwürdig, daß bei unserem Fall, bei dem der in den inneren Liquorräumen vorherrschende Druck sehr erheblich gewesen sein muß, gerade dieser Bereich weniger nachgegeben hat, als das Hirngewebe selbst. Ob das hypertrophische Mesenchym des Interhemisphärenspaltes diesen Widerstand leistete, ist kaum zu entscheiden.

Die Frage, ob Resorptionsschwierigkeiten des Liquors für das Zustandekommen des Hydrocephalus ursächlich in Betracht kommen, glauben wir verneinen zu dürfen. Am ehesten kämen dafür entzündliche Veränderungen in Frage. Gegen die Annahme einer frühzeitig aufgetretenen Meningitis sprechen außer der negativen Anamnese die nur sehr geringen Veränderungen in dieser Richtung,

wie beispielsweise die sporadischen Ependymgranulome sowie eventuell die Verdickung der Arachnoidea. Letztere ist jedoch, da sie sich vorwiegend auf den Interhemisphärenspalt beschränkt und ebenso wie die Gefäße keinerlei entzündliche Residuen zeigt, eher im Sinne einer Hypermeseenchymation aufzufassen.

Zusammenfassend können wir also sowohl den Balkenmangel als auch den Hydrocephalus auf ein gemeinsames, dysmorphogenetisches Prinzip zurückführen. Die Hyperplasie des medianen Mesenchyms einschließlich des Plexus chorioideus und besonders seiner Gefäße ist ein dem Balkenmangel koordiniertes, dysraphisches Symptom. Der Hydrocephalus ist die Folge der durch die Plexushypertrophie bedingten, überschüssigen Liquorproduktion, also ein Hydrocephalus hypersecretorius.

Von den übrigen Symptomen des Falles wären noch der Hypertelorismus und die mongoloiden Merkmale zu besprechen. Der erstere ist, worauf der eine von uns vor kurzem hinwies, ein Symptom, das nicht selten bei cerebralen Fehlbildungen, insbesondere bei dysraphischen Störungen beobachtet wird. Er kann, wie wir meinen, singulär auftretend vielfach sogar als Abortivsymptom der sogenannten craniocerebralen Dysraphie (de Morsier) angesprochen werden. Wir erklären uns dies daraus, daß die Area triangularis, worauf Sternberg hinwies, ursprünglich in enger Beziehung zum Neuroporus anterior steht und Störungen in diesem Bereich das Näherrücken der Augenanlagen behindern könnten. Tatsächlich kam bei annähernd der Hälfte unserer 15 Fälle von Balkenmangel ein Hypertelorismus zur Beobachtung.

Für die Pathogenese der bei unserem Fall vorliegenden Symptome des Mongolismus können wir vorerst noch keine Erklärung geben. Es sei jedoch erwähnt, daß Benda bei Mongoloiden nicht selten dysraphische Störungen im Rückenmark nachweisen konnte.

Wenn es sich bei der Angabe der früh an progredientem Wasserkopf verstorbenen Geschwister des Vaters lediglich um anamnestiche Daten und nicht um eigene Untersuchungsergebnisse handelt, so erscheint dieser Fakt immerhin bemerkenswert genug, um darauf etwas näher einzugehen. Die erste bekannt gewordene Mitteilung über das Vorliegen eines idiopathischen Hydrocephalus bei Zwillingen stammt von Siemens. Fischer beschrieb ein eineiiges Zwillingspaar mit Hydrocephalus internus und Megalencephalie, kommt aber auf Grund der erhobenen Hirnbefunde mit Residuen einer abgelaufenen Meningitis zum Zweifel an der Exi-

stenz eines erblichen, hypersekretorischen Hydrocephalus. Eindeutigere Beweise für die Möglichkeit des Entstehens eines erblichen, durch Liquorüberproduktion hervorgerufenen Hydrocephalus liefern die vergleichenden Neuroanatomien, vor allem Little und Bagg, durch ihre Untersuchungen bei der Nachkommenschaft röntgenbestrahlter Mäuse. Erbliche Hydrocephalie bei der Hausmaus beschrieben Clark und Zimmermann, beim Kaninchen fand Nachtsheim einen rezessiv und monomer vererbten Hypersekretionshydrocephalus. Über hereditäre Formen der Balkenhypoplasie liegen erst zwei Berichte vor. Naiman und Fraser teilten ein Zwillingsspaar mit, bei dem encephalographisch ein Balkenmangel nachgewiesen werden konnte. Ein weiteres Geschwisterpaar wird zur Zeit von Braun und Groß bearbeitet. Es handelt sich dabei um lebensunfähige Früchte mit der nicht selten beobachteten Kombination eigenartiger Gesichtsveränderungen mit Hypertelorismus und Nierendysgenesien (*Dysplasia renofacialis*). Bei beiden Fällen fand sich eine Balkenhypoplasie mit fehlendem splenialem Abschluß und eine „Zyste“ des Septum pellucidum. Nach diesen Tatsachen kann unseres Erachtens nicht von der Hand gewiesen werden, daß es sich bei unserem Fall um einen erblichen, hypersekretorischen Hydrocephalus handelt.

Zusammenfassung

Es wird der klinische und Hirnbefund eines im Alter von $3\frac{4}{12}$ Jahren an Hirndruckerscheinungen bei Hydrocephalie verstorbenen Mädchens beschrieben, in dessen Familie zwei Fälle von progredientem Wasserkopf vorkamen und das klinisch neben den Zeichen des Mongolismus eine hochgradigste Demenz (Idiotie) und einen Hypertelorismus bot. Es fand sich eine enorme Ausweitung sämtlicher innerer Liquorräume sowie ein kompletter Balkenmangel. Als Ursache der Hydrocephalie wird die der Balkendysgenese koordinierte Hyperplasie des Mesenchyms im Interhemisphärenspalt und der Plexus chorioidei angesehen.

Wir möchten an dieser Stelle Frau Margarete Aigner, technische Assistentin, für die sorgsame Anfertigung der histologischen Präparate unsere Anerkennung aussprechen.

Schrifttum

- Benda, C. E.: *Mongolism and Cretinism*. New York: Grune & Stratton 1949.—Benda, C. E.: *Developmental Disorders of Mentation and Cerebral Palsies*. New York: Grune & Stratton 1952.

- Braun, O., und Groß, H.: Zur Kenntnis der eigenartigen mit Nierenfehlbildungen kombinierten Gesichtsveränderungen (Dysplasia renofacialis). *Virchows Arch.* **329** (1956) 433.
- Braunstein, H., and Martin, F.: Congenital Papilloma of Choroid Plexus. *Arch. of Neurology* **68** (1952) 475.
- Clark, F. H.: zit. bei Nachtsheim.
- Colmant, H. J.: Der Aquaeduktverschluß. Dysgenetische Gliosen und verwandte Prozesse. *Arch. für Psych.* **194** (1955) 17.
- Fischer, H.: Ein eineiiges Zwillingspaar mit Hydrocephalus internus communicans und Megalencephalie. *Z. f. Neur.* **174** (1942) 264.
- Förster, O.: Ein Fall von Agenesie des Corpus callosum verbunden mit einem Diverticulum paraphysarium des Ventriculus tertius. *Z. f. Neur.* **164** (1939) 380.
- Giordano: zit. bei Ostertag.
- Groß, H.: Der Hypertelorismus. *Ophthalmologica* **131** (1956) 137. — Groß, H., Hoff, H., und Kaltenbäck, E.: Über die wichtigsten Fehlbildungen der telencephalen Hirnkammern (Klinik, Morphologie und Morphogenese). *Wiener Z. f. Nervenheilk.* **16** (1959) 1.
- Hochstetter, F.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns I. Wien und Leipzig: Franz Deuticke 1919.
- Kappers, C. U. A., Huber, G. C., and Crosby, E. C.: The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates Including Man. Vol. II, pag. 409. New York: The Macmillan Comp. 1936.
- Lange, C. de: Klinische und pathologisch-anatomische Mitteilungen über Hydrocephalus chronicus und acquisitus. *Z. f. Neur.* **120** (1929) 433.
- Little, C. C., and Baggs, H. J.: zit. bei Nachtsheim.
- Lund, O. E.: Histologische Befunde an den Plexus chorioidei bei früh kindlichem Hydrocephalus hypersecretorius. *Arch. f. Psych.* **195** (1956) 205.
- Morsier, G. de: Etudes sur les dysraphies crânio-encephaliques. *Schweizer Arch. f. Neur.* **74** (1955) 309.
- Nachtsheim, H.: Erleiden des Nervensystems bei den Säugetieren. In *Handbuch der Erbbiologie des Menschen*. Bd. V/1 S. 1. Berlin: J. Springer 1939.
- Naiman, J., and Fraser, F. C.: Agenesis of the Corpus Callosum. *Arch. of Neurology* **74** (1955) 182.
- Ostertag, B.: Die Einzelformen der Verbildung (einschließlich Syringomyelie). In *Handbuch der speziellen pathologischen Anatomie* von Henke, Lubarsch, Rößle. Bd. XIII/4. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. — Ostertag, B.: Nieren-dysplasien bei den dysraphischen Äquivalenten in Hirn und Rückenmark (zugleich als konstitutionspathologisches Problem). *Z. f. Urologie* **47** (1954) 339. — Ostertag, B.: Die systematische Einordnung der Verbildungen des ZNS und ihre Bedeutung für die Konstitutionsforschung. *Verh. d. Deutschen Ges. f. Path.* **39**. Tagung 1955. Stuttgart: G. Fischer 1956.

- Probst, M.: Über den Bau des vollständig balkenlosen Großhirnes sowie über Mikrogylie und Heterotopie der grauen Substanz. *Arch. f. Psych.* **34** (1901) 709.
- Schaltenbrand, G. de: Plexus und Meningen. In *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen* von Möllendorf und Bargmann Bd. IV/2. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.
- Siemens, H. W.: zit. bei Fischer.
- Sternberg, H.: Beiträge zur Kenntnis des vorderen Neuroporus beim Menschen. *Z. f. Anatomie* **82** (1927) 747. — Sternberg, H., und Politzer, G.: zit. bei Ostertag.
- Zimmermann, K.: zit. bei Nachtsheim.

Dr. Heinrich Groß und Dr. Elfriede Kaltenbäck,
Wien XIV, Österreich, Baumgartnerhöhe 1

Genese und chirurgische Bedeutung einer seltenen Varietät im Halsteil der Arteria vertebralis nebst Bemerkungen zur Nomenklatur der segmentalen Arterien

Von
A. Gisel¹

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 18. Juli 1958)

Variationen im Ursprung und Verlauf der A. vertebralis sind im anatomischen Schrifttum bekannt, neuerdings gebührt ihnen aber auch aus praktischen, insbesondere röntgendiagnostischen, Gesichtspunkten heraus vermehrtes Interesse.

Die Entstehung der normalen A. vertebralis

Von den primitiven dorsalen Aorten entspringen beim menschlichen Embryo als „(Inter)Segmentalarterien“ Gefäße, die dorsalwärts ziehen, zwischen den Segmenten des Achsenskelettes verlaufen und das Rückenmark und die Medulla oblongata versorgen. Alsbald gehen als Äste dieser Gefäße Rami dorsales et ventrales zur Leibeswand ab.

Die zwei (oder drei) obersten dieser segmentalen Arterien liegen intracraniell; man nennt sie wegen ihrer Lage zum 12. Hirnnervengang: „Hypoglossusarterien“, denn sie ziehen, um das Neuralrohr zu erreichen, zwischen den Ursprungsbündeln dieses Nerven hindurch.

Die erste extracranielle der Segmentalarterien liegt „proatlantisch“ im Spatium occipitoatlanticum; sie begleitet den N. cervicalis I. Manche Autoren nennen sie: „1. Cervicalarterie“, andere

¹ Dem Vorstand der I. Chirurgischen Klinik an der Universität Wien, Univ.-Prof. Dr. Leopold Schönbauer, zum 70. Geburtstag.

„Postooccipitalarterie“ oder auch „suboccipitale“, „3. occipitale“, „proatlantische Segmentalarterie“; ich wähle die Bezeichnung: „Arteria suboccipitosegmentalis“.

Oberhalb der A. suboccipitosegmentalis entsteht in Fortsetzung des caudalen Astes der A. carotis interna eine Längsanastomose, die, medial vom N. hypoglossus ziehend, die Hypoglossusarterien untereinander verbindet und schließlich den Ramus spinalis der A. suboccipitosegmentalis erreicht (Abb. 1a); sie heißt: „A. vertebralis cerebralis“. Die zwischen dorsaler Aorta und der eben entstandenen Längsanastomose gelegenen Stücke der genannten vier oberen Segmentalarterien gehen zugrunde (Abb. 1b).

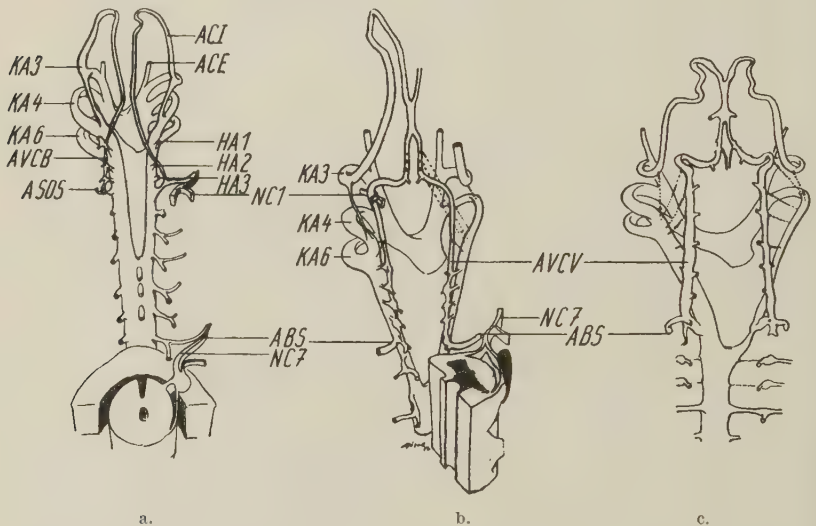


Abb. 1a, b, c. Schemata der Kiemenarterien, der dorsalen Aorten und der segmentalen Arterien. Ansicht von dorsal

a. Embryo von ca. 6 mm St. Sch. L. Linke Seite des Modells: der Endast der A. carotis interna hat die 1. Hypoglossusarterie erreicht und setzt sich als Längsanastomose bis in die A. suboccipitosegmentalis fort

b. Embryo von ca. 11 mm St. Sch. L. Zwischen den cervicalen segmentalen Arterien ist eine Längsanastomose entstanden, die sich nach aufwärts in die A. suboccipitalis fortsetzt

c. Embryo von ca. 14 mm St. Sch. L. Die oberen Segmentalarterien haben ihren Ursprung aus den dorsalen Aorten verloren

- HA 1, 2, 3: Hypoglossusarterien 1, 2, 3
- ABS : A. brachiosegmentalis
- ACE : A. carotis ext.
- ACI : A. carotis int.
- ASOS : A. suboccipitosegmentalis
- AVCB : A. vertebralis cerebralis
- AVCV : A. vertebralis cervicalis
- KA 3, 4, 6: 3., 4., 6. Kiemenarterie
- NC 1 : N. cervicalis I
- NC 7 : N. cervicalis 7

Lateral vom N. hypoglossus entsteht bei Embryonen von ungefähr 5 mm gr. L. ebenfalls eine Längsanastomose, auf die als erster Schmeidel 1932 aufmerksam gemacht hat. Auch sie verbindet die vorderste Hypoglossusarterie über die übrigen Hypoglossusarterien mit dem Ramus dorsalis der suboccipitalen Segmentalarterie und bildet sich meist wieder zurück. Bleiben Teile von ihr bestehen, so entstehen Arterieninseln, durch welche die Bündel des Nervus XII hindurchziehen.

Beim Embryo von etwa 10 mm gr. L. weiten sich die die Cervicalnerven II—VIII begleitenden Segmentalarterien in einiger Entfernung von der dorsalen Aorta primitiva in nahezu kugeliger Veränderung aus. Diese Ausweitungen treten miteinander in Kontakt, anastomosieren (Abb. 1 b, 2 c) und bilden ein anfangs perlschnurartig aussehendes Längsgefäß, das im Ramus spinalis der A. suboccipitosegmentalis endet. Die Ursprungsstrecken der cervicalen Gefäße zwischen Aorta und Längsgefäß, also die „Wurzeln“ der cervicalen Segmentalarterien, gehen in zeitlicher Aufeinanderfolge von oben nach unten zugrunde, wie dies auch bei den intracranialen und der Suboccipitosegmentalarterie der Fall war (Abb. 1 c), nur die den 7. Cervicalnerven begleitende Arterie bleibt zur Gänze erhalten und wird außerdem immer stärker dimensioniert. Sie dringt nämlich in die obere Gliedmaße ein; ich nenne sie deshalb „Arteria brachiosegmentalis“.

Eine Ausweitung und nachfolgende Reduktion der Wurzeln erfahren auch die beiden oberen thoracalen Segmentalarterien.

Die von der A. brachiosegmentalis sich kopfwärts erstreckende Längsanastomose „A. vertebralis cervicalis“ entläßt für jedes Segment eine A. spinalis, d. i. die ursprüngliche Segmentalarterie minus der zugrunde gegangenen Wurzel, ferner eine A. ventralis und eine A. dorsalis, die für Organe der Leibeswand bestimmt sind. Sie durchsetzt medial von den Cervicalnerven VII—II verlaufend die Seitenfortsätze der oberen sechs Halsskelettsegmente und mündet lateral vom 1. Cervicalnerven in den erhalten gebliebenen Anteil der Suboccipitosegmentalarterie ein.

Demnach setzt sich die definitive Wirbelschlagader des Menschen aus 3 Teilstücken zusammen, zwei senkrechten und einem queren, das die Verbindung herzustellen hat:

1. einer cervicalen Längsanastomose, die von der A. brachiosegmentalis bis zur A. suboccipitosegmentalis reicht („A. vertebralis cervicalis“),
2. dem quergelagerten Ramus spinalis der A. suboccipitosegmentalis,

3. einer metencephalen Längsanastomose, die in Richtung des caudalen Astes der Carotis interna den Ramus spinalis der A. suboccipitosegmentalis mit den Hypoglossusarterien verbindet („A. vertebralis cerebialis“).

Mit dieser Formulierung möge die in der Literatur bevorzugt gegebene Darstellung erweitert sein; als Begründung sei aus dem 4. Band der „Anatomie des Menschen“ von Braus-Elze, 1940, S. 60 zitiert: „Im Kopf entsteht von der A. carotis interna aus jederseits die nach hinten verlaufende A. vertebralis cerebialis, welche sich mit der A. vertebralis cervicalis verbindet.“ Diese aber wird ausdrücklich als die die oberen cervicalen Segmentalarterien verbindende Längsanastomose definiert. Wenn man aus topographischen Gründen die A. vertebralis in einen extra- und intracraniellen Abschnitt unterteilt, bleibt die Braus-Elzesche Formulierung, wörtlich genommen, natürlich akzeptabel. Embryologisch aber ist die cervicale Längsanastomose, also der Längsteil des extracraniellen Abschnittes, etwas anderes wie der quere suboccipitale Teil; die Definition muß demnach lauten: „Die von den Arteriae carotides internae occipitalwärts vorwachsenden Arteriae vertebrales cerebrales verbinden sich mit den Arteriae suboccipitosegmentales, in welche als cervicale Längsanastomosen die Arteriae vertebrales cervicales einmünden.“

Unterhalb der A. brachiosegmentalis entstehende Längsanastomosen bilden den „Truncus costocervicalis“ bzw. auch die beim Menschen seltene „A. vertebralis thoracica“.

Zur Nomenklatur

In der oben gegebenen Darstellung habe ich auf die sonst übliche Numerierung der Segmentalarterien verzichtet; am Beispiel der A. subclavia will ich begründen, warum mir dies nötig schien. Die A. subclavia ist einerseits in der Aufeinanderfolge der Segmentalarterien die 10. (Abb. 2a); sie ist die 7., wenn nach der Reduktion der Hypoglossusarterien die suboccipitale Arterie als nunmehrige „1. Segmentalarterie“ oder „1. Cervicalarterie“ bezeichnet wird (Abb. 2c, rechte Seite des Modells). Sie wird die 6., wenn man, der Systematik wegen, die Numerierung nach dem cranial gelegenen Wirbel wählt (Abb. 2c, linke Seite des Modells, und Abb. 2d); im letzteren Fall muß man hinnehmen, daß z. B. die 6. cervicale Segmentalarterie den 7. Cervicalnerven begleitet. Tatsächlich wird in

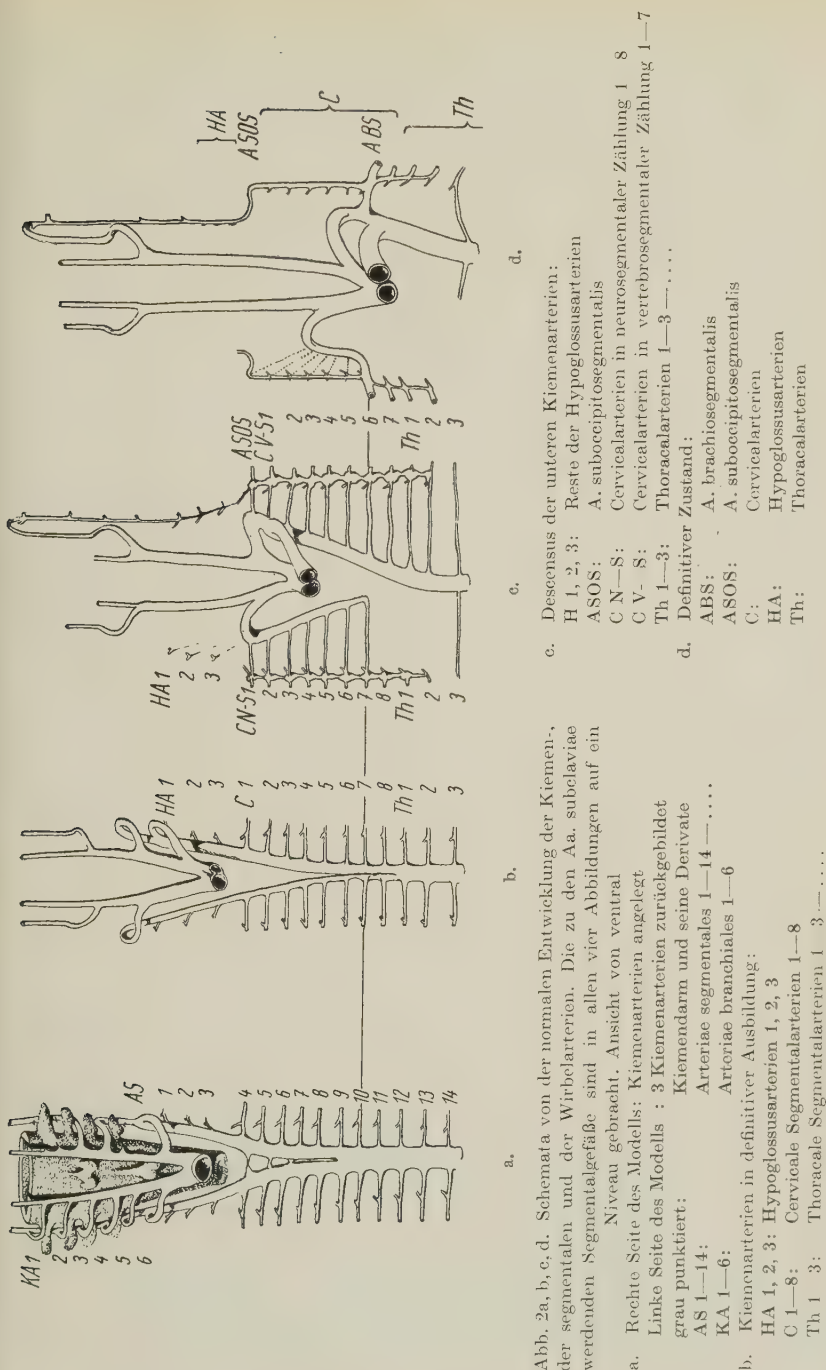


Abb. 2a, b, c, d. Schemata von der normalen Entwicklung der Kiemen-, der segmentalen und der Wirbelarterien. Die zu den Aa. subelaviae werdenden Segmentalgefäße sind in allen vier Abbildungen auf ein Niveau gebracht. Ansicht von ventral

der Literatur die Armschlagader sowohl als „10.“ aber auch als „7.“ oder „6.“ Segmentalarterie bezeichnet.

Die Unklarheiten sind zu vermeiden, wenn man sich zur Schilderung embryonaler Verhältnisse folgender Einteilung bedient:

„(Inter)Segmentalarterien“ des Menschen:

intracraniell: drei „Aa. hypoglossosegmentales“;

extracraniell: eine „A. suboccipitosegmentalis“,
 sieben „Aa. cervicosegmentales (propriae)“,
 zwölf „Aa. thoracosegmentales“,
 zwölf „Aa. lumbo-“, bzw. „pelvicosegmentales“,
 zu denen auch noch die A. iliolumbalis und die
 A. sacralis lateralis zu rechnen sind.

Muß man aber zur genaueren Charakterisierung einer cervicalen Segmentalarterie eine Numerierung vornehmen, so genügt die Beifügung „neurosegmentalis“, und der Leser weiß, daß das neurale und nicht das vertebrale Segment gemeint ist (Beispiel: die „A. cervicalis neurosegmentalis 7“ verläuft mit dem N. cervicalis 7; auf den Wirbel bezogen, wäre sie die Arterie des 6. Segmentes: „A. cervicalis vertebrosegmentalis 6“. Diese Arterie habe ich, wie oben erwähnt, als „A. brachiosegmentalis“ gekennzeichnet).

Die 5. lumbale Segmentalarterie, die zur Arterie des Beines wird, wäre „A. crurosegmentalis“ zu benennen.

*

Der Verlauf der normalen A. vertebralis:

Die typische A. vertebralis geht als erster Ast der A. subclavia am medialen Abhang der Pleurakuppel ab, zieht im Spalt zwischen Scalenus- und Praevertebralmuskulatur (Spatium scalenovertbrale) nach aufwärts, dringt in das Foramen (costo) transversarium des 6. Halswirbels ein und behält die aufsteigende Lage bei, bis sie sich zwischen Atlas und Os occipitale horizontalwärts wendet, um das Foramen occipitale magnum zu erreichen. In der hinteren Schädelgrube entsteht aus der Vereinigung der beiden Wirbelschlagadern die A. basalis.

Variationen in Ursprung und Verlauf des Halsteiles dieser Arterie seien übersichtlich nach Adachi zusammengestellt, der die Aa. vertebrales an 500 Leichen untersucht hat:

Aa. vertebrales dextrae	500
Ursprung aus der	
A. subclavia dextra	500
Eintritt in das	
Foramen transv. IV	5
V	18
VI	475
VII	2
	<hr/>
	500

An allen 500 Leichen war somit die A. vertebralis dextra Ast der A. subclavia dextra; ein anderer Ursprung dieser Arterie ist auch nach den Erfahrungen des Wiener anatomischen Institutes eine sehr große Seltenheit.

Hingegen entsprang die A. vertebralis sinistra 473mal aus der A. subclavia sinistra und 27mal aus dem Arcus aortae, wobei bezüglich des Eintrittes in das Foramen transversarium die letzteren stärker variieren:

Aa. vertebrales sinistrae		500
Ursprung aus		
A. subcl. sin.:	Arcus aortae:	
473	27	
Eintritt in das Foramen transv.		
0	IV	2
9	V	18
457	VI	4
7	VII	3
<hr/>		
473	+	27 = 500

*

In seiner grundlegenden Studie: „Die Entwicklung der A. vertebralis des Menschen“, in der die Literatur über die Wirbelschlagader erschöpfend zusammengestellt ist, gibt Schmeidel auch die Rekonstruktion der Arterien eines Embryos „Hie. 2“ von 21,63 mm

St. Sch. L. wieder, der eine Variation im Ursprung der Aa. vertebrales aufweist, wie wir sie nachstehend als Befund an einem erwachsenen Menschen vorlegen.

167 cm große, weibliche Leiche (Prot. Nr. 285; 68a, Grundleiden: Arterienverkalkung, Todesursache: Herzmuskelentartung) in mittel-

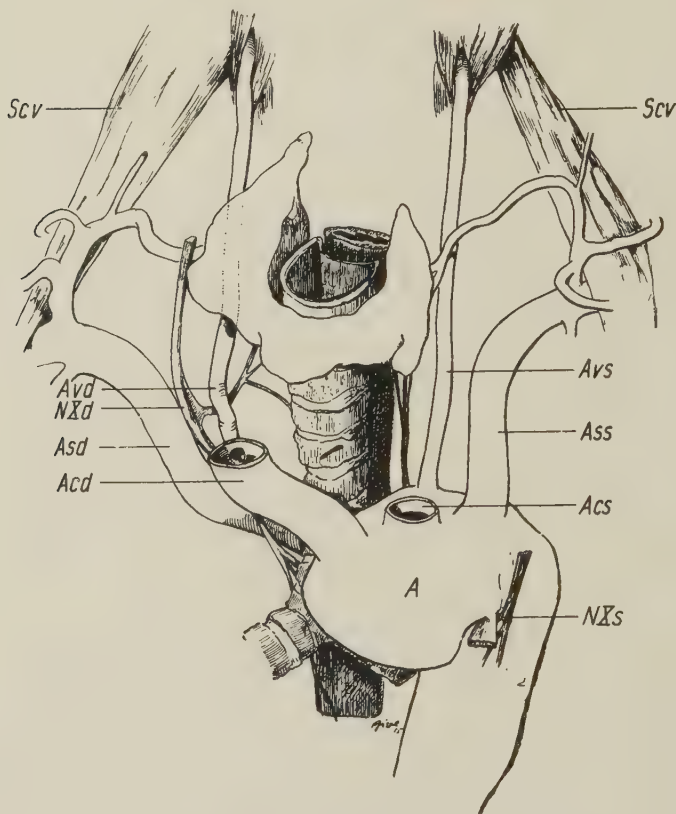


Abb. 3. Am Präparat wurden zur Darstellung des Ursprungs der beiden abnormen Aa. vertebrales die Aa. carotides communes kurz abgeschnitten

- A: Aorta
 A. c. d.: A. carotis comm. d.
 A. c. s.: A. carotis comm. sin.
 A. s. d.: A. subclavia d.
 A. s. s.: A. subclavia sin.
 A. v. d.: A. vertebralis d.
 A. v. s.: A. vertebralis sin.
 N. X. d.: N. vagus d. + N. recurrens
 N. X. s.: N. vagus sin. + N. recurrens
 Sc. v.: M. scalenus ventr.

mäßigem Ernährungszustand, Haut und Muskulatur senil-atrophisch. Die äußere Inspektion bot keine auffälligen Merkmale; auch die von Studierenden des 2. Jahrganges vorgenommene anatomische Präparation ergab anfangs keine über das gewohnte Ausmaß üblicher Variationen hinausgehenden Besonderheiten. Erst bei der Darstellung der Pleurakuppeln wurden die abnorm verlaufenden Aa. vertebrales bemerkt.

Der querovale Aortenbogen besitzt einen frontalen Durchmesser von 44, einen sagittalen von 31 mm und weist beträchtliche atheromatöse Wandveränderungen auf. Knapp links von der Medianlinie geht als 1. Gefäß (Abb. 3) ein 11 mm starkes Gefäßrohr ab, das wir als A. anonyma ansahen; sofort daneben die 7 mm starke A. carotis communis sinistra und 4 mm links von ihr und mehr dorsal eine (demnach abnorm entspringende) 4 mm starke A. vertebralis sinistra. Sie ist bis zu ihrem Eintritt in das Foramen transversarium V 95 mm lang; bei der Betrachtung von ventral ist sie von der A. carotis communis sinistra vollkommen bedeckt. Wieder etwas weiter ventral entspringt 5 mm links von der A. vertebralis sinistra die 11 mm starke A. subclavia sinistra und schließlich, bereits aus der rechten Wand der Aorta descendens, die gleichfalls 11 mm Durchmesser aufweisende A. subclavia dextra, die zwischen Oesophagus und 3. Brustwirbel schräg nach rechts aufwärts zieht; sie gibt keine A. vertebralis ab. Der zuerst als A. anonyma imponierende 1. Ast des Aortenbogens ist eine A. carotis communis dextra; sie ist in ihrem Anfangsteil von einem breit nach rechts lateral ausladenden Schilddrüsen-Seitenlappen eingedellt und entläßt 22 mm vom Aortenbogen entfernt die A. vertebralis dextra. Nach 68 mm langem Verlauf dringt diese in das Foramen transversarium V ein. Die weitere Ramifikation der Aa. subclaviae ist der Norm entsprechend; der Truncus thyreocervicalis dexter ist stärker als der linke. Das Lig. arteriosum inseriert mehr in der linken Wand des Aortenbogens denn in dessen unterer.

Die V. hemiazygos accessoria fehlt. Die V. azygos liegt in der unteren Thoraxhälfte hinter dem Oesophagus, erst vor dem 6. Brustwirbel erscheint sie am rechten Rand der Speiseröhre und mündet in der Höhe des 4. Brustwirbels in die dorsale Wand der V. cava superior ein. — Die Trachea ist durch den Ursprung der A. carotis communis dextra von ventral und durch den Aortenbogen von links her eingedellt.

Der N. recurrens dexter geht in typischer Höhe vom Vagusstamm ab, wendet sich nach hinten oben und gelangt hinter die an dieser Stelle leicht nach lateral abgebogene A. vertebralis dextra, so daß man mit einiger Berechtigung sagen könnte, er ginge: 11 mm nach ihrem Ursprung um die A. vertebralis herum. — Der linke Vagus und sein N. recurrens sind ohne Besonderheiten.

Ein mit diesem Präparat beinahe identisches befindet sich in der Sammlung des Museums des Wiener anatomischen Institutes; über seine Herkunft liegen keine Angaben vor.

Diskussion

Ein Fall wie der eben beschriebene erscheint gut geeignet, um die Verlagerungen der Gefäße oberhalb der unpaar gewordenen Aorta thoracica während der Entwicklung zu studieren.

Geht man auf den teratogenetischen Zeitpunkt zurück und rekonstruiert die Lage der Kiemenarterien, der Kiementaschen, der segmentalen Nerven und der als Äste der absteigenden Aorten in das Rückenmark ziehenden segmentalen Gefäße, so ergibt sich folgendes Bild (Abb. 4):

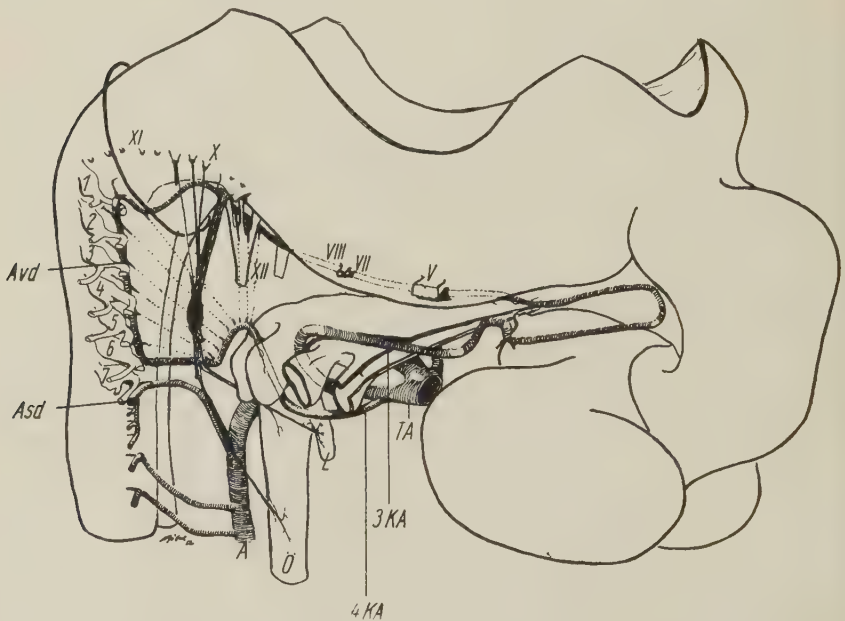


Abb. 4. Gehirn und Halsmark, Kiemendarm, -arterien und Segmentalarterien eines Embryo von 12 mm St. Sch. L. (mit Benützung des Hirnmodells von Y. Ikeda, Anat. Inst. Wien) mit der Arterienvariation unseres Falles. Ansicht der rechten Seite. — A. carotis externa nicht gezeichnet

Die römischen Ziffern kennzeichnen den Ursprung der entsprechenden Hirnnerven. Zwischen den Wurzelbündeln des N. XII sind Reste der Hypoglossusarterien sichtbar.

Arabische Ziffern markieren die Spinalganglien 1—7

A:	Aorta	4 KA:	4. Kiemenarterie
A. s. d.:	A. subclavia d.	L:	Larynx
A. v. d.:	A. vertebralis d.	Ö:	Ösophagus
3 KA:	3. Kiemenarterie	TA:	Truncus arteriosus

Die 4. Kiemenarterie liegt, wenn sich zwischen den Segmentalarterien durch Längsanastomose die A. vertebralis cervicalis zu

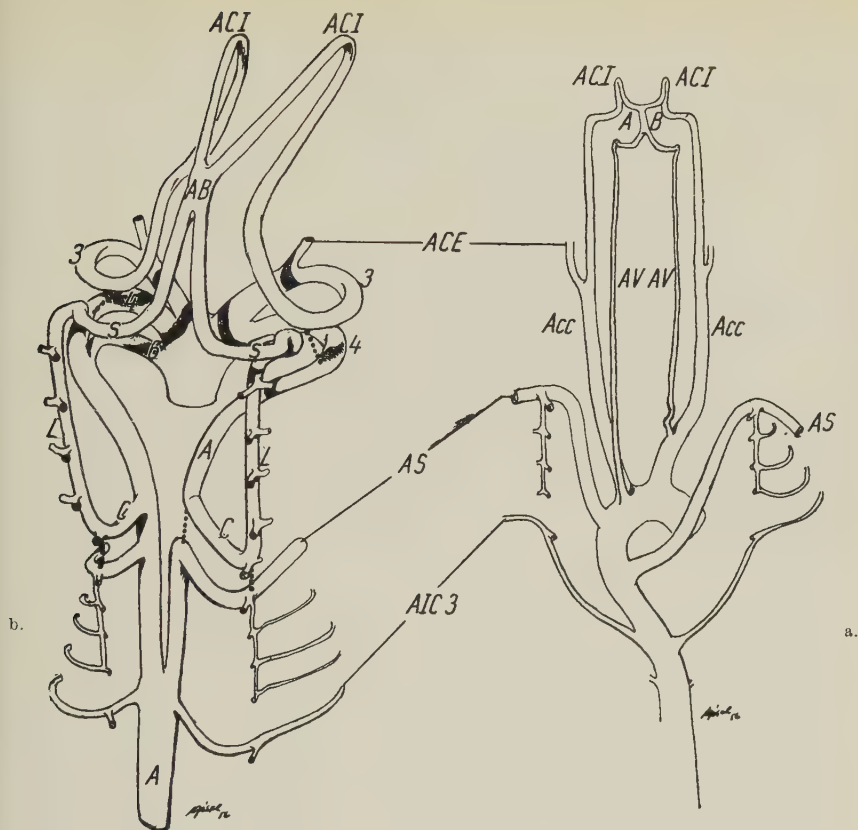


Abb. 5a, b. Die Arterien unseres Falles

a. Modell von dorsal gesehen

3, 4, 6: Kiemenarterien 3, 4, 6

A: Aortae

AB: A. basilaris

ACE: Arteriae carotides externae

ACI: Arteriae carotides internae

C: Cervicalarterie

L: Längsanastomose

S: suboccipitale Segmentalarterie

b. Definitives Stadium

ACC: A. carotis comm.

AIC 3: A. intercostalis 3

AS: A. subclavia

AV: A. vertebralis

bilden beginnt, ungefähr in der Höhe des 1. Cervicalnerven, demnach knapp caudal vom Hypoglossusgebiet.

Wie die Abbildungen 4 und (besonders) 5a zeigen, ist daher eine abnorm aus der A. carotis communis dextra entspringende A. verte-

bralis dextra in ihrem extracranialen Verlauf aus folgenden Gefäßstrecken zusammengesetzt:

- 4. rechte Kiemenarterie (Abb. 5a:4),
- rechte absteigende primitive Aorta (A),
- rechte A. cervicalis neurosegmentalis VI (C),
- Längsanastomose (L),
- rechte suboccipitale Segmentalarterie (S).

Es hat sich in unserem Falle die rechte absteigende primitive Aorta nicht nur wie in typischer Weise zwischen 3. und 4. Kiemenarterie zurückgebildet, sondern es ist auch ein Stück dieser Aorta zwischen der 6. und 7. neuralen Segmentalarterie reduziert worden (Abb. 5a, punktierte Linie). Die rechte Armschlagader ist als Arterie des 7. neuralen Segmentes die direkte Fortsetzung des abnormerweise erhalten gebliebenen caudalen Teilstücks der rechten absteigenden Aorta, demnach nach vollendetem Descensus cordis letzter Ast des Aortenbogens (richtiger: 1. rechter Ast der Aorta descendens definitiva). Schließlich ist auch das caudalste Stück der sonst zur A. vertebralis werdenden Längsanastomose nicht ausgebildet oder frühzeitig rückgebildet worden.

Da die A. vertebralis sinistra unseres Falles nicht aus der A. subclavia sinistra entspringt, muß sie ursprünglich Ast der Aorta descendens primitiva sinistra gewesen sein (Abb. 5a). Während der weiteren embryonalen Entwicklung ist ihr Ursprung in den Aortenbogen zu liegen gekommen (Abb. 5b); sie bedurfte daher zu ihrem Aufbau keines Aortenmaterials, sondern setzt sich aus der

- 6. cervicalen Neurosegmentalarterie (C),
- der Längsanastomose (L) und
- der A. suboccipitosegmentalis sinistra (S)

zusammen.

Der Descensus der 4. und 6. linken Kiemenarterie aus dem oberen Cervical- in das obere Thoracalgebiet und die bedeutend geringere Caudalwärtsverlagerung der rechten 4. Kiemenarterie erklärt die verschiedenen Längen der beiden ausgebildeten Vertebralarterien; obwohl die rechte im Vergleich zur linken im Zeitpunkt ihres Entstehens bedeutend länger gewesen sein muß, erweist sie sich, wie die Längenmessung ergab (siehe oben und Abb. 5b), schließlich als die kürzere.

Auch wenn die A. subclavia dextra aus der Aorta entspringt („Dysphagia lusoria“), bleibt meist die A. vertebralis dextra ihr

erster Ast. Nur selten finden sich in der Literatur (Hyrtl 1859, Henle 1876 (Abb. 115), Suzuki 1894, Hasebe 1912, Kemmetmüller 1913, Hirako 1919) Fälle beschrieben, die, identisch mit unserem, die A. vertebralis dextra als Ast der A. carotis communis dextra aufweisen. Bei einer derartigen Gefäßanomalie wird aber, und darauf wollen wir hinweisen, die Topik des N. laryngeus inferior dexter problematisch. Dieser muß nämlich, wie japanische Autoren und auch ich (1938) betont haben, bei der Dysphagia nicht immer eindeutig extralaryngeal bestimmbar sein, und Braus-Elze (IV, 1940, S. 275) formulieren deshalb, daß man bei Bestehen einer Dysphagia lusoria keinen rechten N. recurrens zu erwarten habe, da für ihn mit dem Wegfall der 4. Kiemenarterie kein Grund bestehe, rückläufig zum Kehlkopf zu ziehen. Im selben Sinne schreiben Lanz-Wachsmuth: „Deckt die Röntgenuntersuchung der Speiseröhre den ungewöhnlichen Ursprung der A. subclavia dextra auf, welche die Hinterwand des Oesophagus einengt, so darf mit Sicherheit auf primitive Lage des N. laryngeus inferior und Fehlen des gemeinsamen Recurrensstammes auf der rechten Seite geschlossen werden.“ — Die Kiemenarterien zwingen durch ihren Descensus den unteren Kehlkopfnnerven, ein „Recurrens“ zu werden. Wird die 4. Kiemenarterie zu einem Teilstück der A. subclavia dextra, wie normal, so zieht der Nerv um die Armschlagader; wird aber abnormerweise die rechte 4. Kiemenbogenarterie ebenso vollkommen rückgebildet, wie dies bei der 5. und 6. erfolgt, so fehlt ein N. recurrens. Diese Rückbildung findet sich bei der Dysphagia lusoria; trotzdem muß deshalb aber, wie unsere Beschreibung lehrt, nicht immer der Recurrens fehlen, denn es kann die 4. rechte Kiemenbogenarterie als Anfangsstück der A. vertebralis dextra erhalten bleiben. Es ist also — entgegen den Angaben in der Literatur — möglich, daß bei einer Dysphagia lusoria ein N. recurrens dexter vorhanden ist in den Fällen, in denen die Wirbelschlagader aus der A. carotis communis entspringt.

Zusammenfassung und chirurgische Bedeutung der vorliegenden Varietät

1. Die abnorm entspringenden Aa. vertebrales unseres Falles liegen wegen ihres medialen Ursprungs in ungewohnter Beziehung zur Schilddrüse; die rechte berührt den Seitenlappen der Glandula thyroidea intensiv.

2. Entspringt die linke A. vertebralis aus dem Arcus aortae, so

kann sie durch die A. carotis communis sinistra von ventral gedeckt sein.

3. Es ist möglich, daß bei der Dysphagia lusoria die rechte A. vertebralis aus der A. carotis communis dextra entspringt. In einem solchen Fall kann ein N. recurrens dexter erwartet werden, der die A. vertebralis nahezu rechtwinklig kreuzt bzw. sich um eine Abknickung im Verlauf der A. vertebralis „herumschlingt“.

Schrifttum

- Adachi, B.: Das Arteriensystem der Japaner, Kyoto **1** (1928) 33.
- Chanamirjan, A. R.: Statistische Untersuchung von Zweigen der Schläselarterie. P. 4. Congr. Zool. Anat. Hist. USSR Kiev 1930, 280, 1931 (zit.: Anat. Bericht **27**, 1933/34).
- Elze, C.: Beschreibung eines menschlichen Embryo von etwa 7 mm Größe. Anat. Hefte **35** (1907) 409.
- Gisel, A.: Persistenz der Arteria mesaraica und Fehlen der Nabelarterien bei einer Neugeborenen. Z. f. Anat. u. Entwg. **108** (1938) 686.
- Hasebe: zitiert nach Adachi, S. 39.
- Hayek, H.: Die Entwicklung der Arteria vertebralis unter dem Gesichtspunkt hydromechanischer Verhältnisse. Z. f. Anat. u. Entwg. **96** (1931) 530.
- Henle, J. Handbuch der Gefäßlehre, 2. Aufl., (1876) 229.
- Hirako: zitiert nach Adachi, S. 39.
- Hochstetter, F.: Über die Entwicklung der A. vertebralis beim Kaninchen. Morph. Jahrb. **16** (1890) 572.
- Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems. Ergebn. d. Anat. u. Entw. **1** (1891) 696.
- Hyrthl, J.: Österr. Ztschrft. f. prakt. Heilkunde, (1859) 187.
- Kemmettmüller, H.: Über eine seltene Varietät der Art. vertebralis. Anat. Hefte **44** (1911) 307.
- Krassnig, M.: Von der Arteria vertebralis thoracica der Säuger und Vögel. Anat. Hefte **49** (1913) 523.
- Lanz-Wachsmuth: Praktische Anatomie **III** (1955) 319.
- Padget, D. H.: Designation of the embryonic intersegmental arteries in reference to the vertebral artery and subclavian stem. Anat. Rec. **119** (1954) 349—356.
- Schmeidel, Gustaf: Die Entwicklung der Arteria vertebralis des Menschen. Morph. Jahrb. **71** (1932) 315.
- Sicher, H.: Die Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien von Talpa europaea. Morph. Jahrb. **44** (1912) 465.
- Suzuki: zitiert nach Adachi, S. 39.
- Williams, G. dee: Anomaly of the inferior laryngeal nerve. Ann. Surg. **486** (1933) 828.
- Weitere Literatur ist aus den Arbeiten Hayeks, Kemmettmüllers und Schmeidels ersichtlich.

Doz. Dr. Alfred Gisel,
Wien IX, Währinger Straße 13

Rudimentary Mammalian Lungs

By

S. Engel

With 19 figures

(Received 25th March 1958)

In the evolution of vertebrates there is a sequence from fishes to amphibia, reptiles and finally to the mammals. The lungs of lower vertebrates are saccular in nature, the mammalian lung, on the other hand, is highly differentiated, composed of numerous respiratory units, acini, supplied with air by a complex system of air-conducting tubes and tubules. The question arises how and when the mammalian lung came into being. Experts suppose, to the best of my knowledge, that the complex structure of certain reptilian lungs, Crocodiles, Alligators, can be considered as the forerunner of the mammalian lung. Recent studies by myself, which are the subject of this paper, may help to clarify the situation.

Before turning to some lungs the structure of which differs from the normal mammalian pattern, it may be expedient to contrast briefly the structure of the mammalian lung with that of the Crocodile.

The Mammalian Lung

It is characteristic of the mammalian lung that, as has been mentioned above, it is composed of numerous acini which arise each from a terminal bronchiolus and represent a tuft of respiratory tissue. The "terminal bronchioli" are the most peripheral, fully epitheliated branches of the bronchial tree. These bronchioli split within the acinus into two or three generations of (partially epitheliated) respiratory bronchioli and then into one or two generations of ductus alveolares. The alveolated sacculi originate from the last redivisions, that is to say from 8 or 16 points. Therefore, the number of saccules

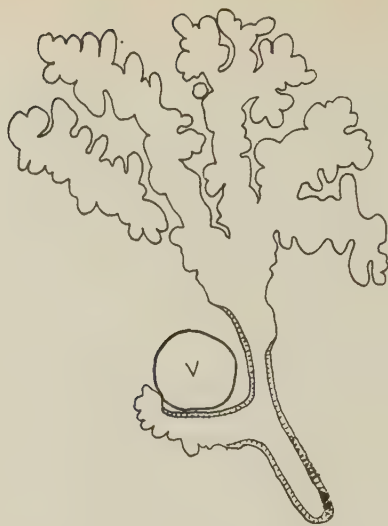


Fig. 1. Acinus of a small Insectivore (*Paramanis Javanica*) to show the ordinary arborious pattern of the mammalian acinus. Tracing, $\times 30$

(speaking of the human lung as a model) is very numerous in the acinus. The saccules are very small, their length barely exceeds 1 mm. and the diameter of the alveoli 0.2 mm. The tuft of respiratory tissue is best described as an arborious formation (Fig. 1).

The number of acini is very large, in the Mouse approximately 5,000, in man between 30,000 and 50,000. Obviously a complex system of bronchi and bronchioli is necessary to supply every acinus with air. The bronchial tree is a characteristic component of the mammalian lung.

The Lung of the Crocodile

Literature about the lung of the Crocodile is scarce. Only one author (Milani, 1894) has been mentioned in a comprehensive article on the comparative microscopical anatomy of the lung (Marcus, 1937). His opinion on the structure of the crocodilian lung will be quoted in full:

p. 945 (translation):

“Crocodiles possess the highest developed lung among reptiles. Their lung is compact contrary to the more saccular lungs of the Sauria and Tortoises. Only in marine Tortoises is the lung also highly differentiated.”



Fig. 2. Longitudinal section through the dried lung of *Alligator mississippiensis*, $1\frac{1}{4}$ life size (after Milani). The arrangement of the long chambers with their subdivisions is clearly visible

The pictures of Milani and Marcus do not show any similarity to the mammalian lung (Figs. 2, 3, 3a) and the diagram in Marcus's article stresses the multi-saccular pulmonary structure of the Crocodile (Fig. 4). It is obvious from Milani as well as Marcus (frontal or sagittal sections through whole lungs and the schematic Fig. 4 by Marcus) how much the structure of crocodilian lungs differs from that of mammals. Sections through a mammalian lung reveal an almost uniform cut-surface of porous tissue, the pores being very small. In the Crocodile, on the other hand, the pulmonary substance consists of a relatively small number (Fig. 4) of long chambers the wall of which consists of a network of small and large pouches. Macroscopical pictures cannot reveal the intimate pulmonary structure; for this reason I have done some histological research. Without

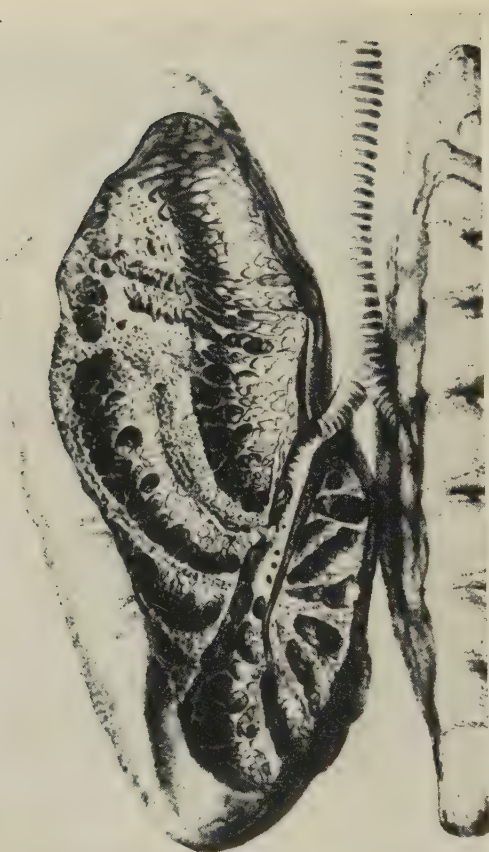


Fig. 3. Section analog to that in Fig. 2 (after Marcus)

dealing with details I refer to the pictures. It is not difficult to recognise that the large chambers described by Milani and Marcus (Figs. 2, 3, 3a and 4) are lined by a kind of alveoli and that, in addition, they give rise to small pouches and even secondary small chambers (Figs. 5 and 6). Strong elastico-myo strands surround the mouth of small and large alveoli or pouches and that of secondary chambers. These histological investigations show much clearer than the macroscopical pictures of Milani and Marcus that the pulmonary structure of Crocodiles (the broad fronted Crocodile in the present case) consists of a few large and long chambers the wall of which is differentiated. There is no bronchial tree and only one bronchus



Fig. 3a. Broad-Fronted Crocodile, longitudinal section through part of the lung to show two long chambers with their subdivisions. Photograph, $\times 4$

proceeds to approximately the middle of the lung. The chambers of the crocodilian lung are obviously analogous to the single saccular lungs in amphibia and lower reptiles. The inner surface of the uni-saccular lung of *Bufo marinus* (Fig. 4a), for instance, does not differ from the lining of the chambers in the Crocodile. This is only one example but many more could be mentioned, as for instance the lungs of ordinary Frogs and Toads. The lung of the Crocodile, therefore, cannot be considered an immediate forerunner of the mammalian lung, the one being saccular, the other acinar.



Fig. 4. Diagrammatic representation of the pulmonary chambers in the Crocodile as drawn by Marcus

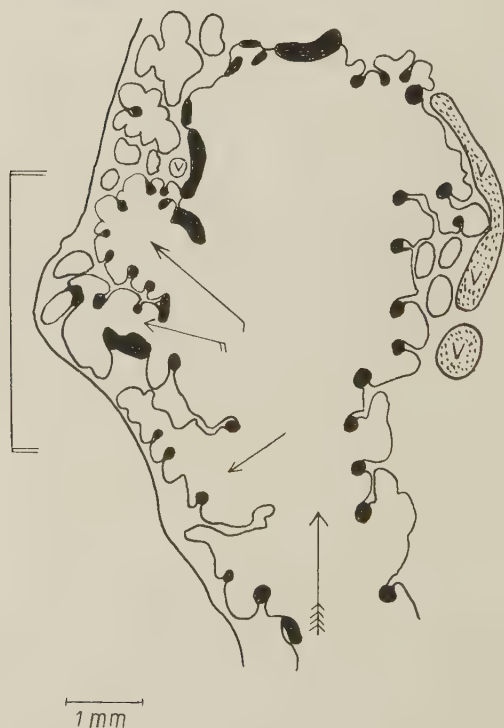


Fig. 5. Histological section through a chamber of the Broad-Fronted Crocodile. The wall is lined by fairly large alveoli (ca. 0.5 mm. diameter). Several pouches arise from the wall (arrows); the main entrance is marked by a feathered arrow. Elastico-myo tissue-black. The extraordinary amount of this tissue around the mouth of the alveoli and pouches is conspicuous

v = vessel. The part marked on the left is shown in larger magnification in Fig. 6. Fig. 5 \times 15; Fig. 6 \times 35 (camera lucida tracings)

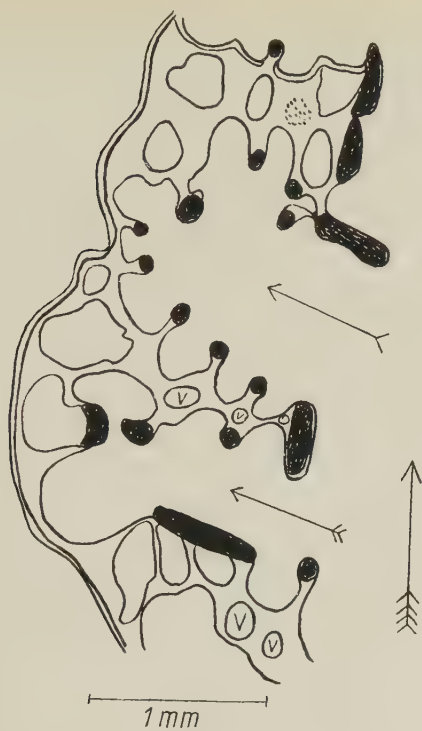


Fig. 6. s. legend of Fig. 5



Fig. 4a. The internal surface of the saccular lung of a Toad (*Bufo marinus*), after Marcus. The pattern of the mural differentiation does not differ from that in the chambers of Figs. 2 and 3

Dugong (*Halicore Dugong*)

Again the lung of this mammal will not be described in detail; this will be done elsewhere. The pulmonary structure of the Dugong is entirely different from that of other terrestrial or aquatic mammals. First, there are no terminal bronchioli in the accepted sense of the word. The bronchial tree begins on either side with a main bronchus which runs, under the mediastinal pleura, through the length of the lung. Lateral branches, not many, arise from the main bronchus and split into a few generations of short bronchi which soon pass into long and thin tubules which, as a matter of expedience, will be called "bronchioli". These tubules contain minute plates of cartilage in their wall and small, poorly lobulated vesicles, lined by respiratory tissue with many capillaries, project from the spaces between the cartilages (Fig. 7). The diameter of the vesicles is in the neigh-



Fig. 7. Longitudinal section (tracing) through part of a bronchiolus (B) (Dugong) $\times 40$. The arrows indicate the mouth of the vesicles arising from the length, ca. 2 mm., of the bronchiolus. Cartilage = black; the mural tissue = grey; epithelium = shaded; v = vessel

bourhood of 1 mm. True acini do not exist, the vesicles are obviously the equivalent of acini. The vesicles are extremely numerous, arise quite close to each other throughout the length of the bronchioli. Often, several vesicles project from the same bronchiolar level (Fig. 8) spreading into different directions. The essence of this description is quite plain; small, slightly lobulated vesicles are in place of acini and they do not originate from terminal but from the length of "bronchioli".



Fig. 8. Cross section (Dugong) through a bronchiolus showing several vesicles arising from the same level (tracing).

Comp. legend of Fig. 7. $\times 40$

Surprising as the structure is, it is not quite without analogy. Acini of newborn animals often are more or less vesicular in nature after being expanded in respiration. This is especially the case in those newborn animals which are still foetal in character (Marsupials, Mice, Rats, etc.). Without arguing whether Haeckel's biogenetic law of onto- and phylogeny is generally valid or not, it is tempting to suppose that the primitive respiratory units, met with in the Dugong, represent a stage in phylogeny comparable with certain pulmonary features in ontogeny. Provided that the above comparison be permissible, pulmonary features like that in the Dugong may have been common enough millions of years ago when the mammalian lung was in statu nascendi. It would be difficult to find an alternative explanation, the idea of secondary simplification is not acceptable.

Provisional Summary. The lung of the Crocodile, in contrast to the structure of the mammalian lung, is a typical, although complex, saccular lung and cannot be considered an immediate connecting link between the reptilian and the mammalian lung. The lung of the Dugong shows so primitive a structure that it differs from the lungs of all terrestrial and aquatic mammals. It is difficult to classify it; it may be possible to arrive at a clearer conception after having dealt with the lung of the Monotremes.

Monotremes

The general nature of these animals (*Echidna*, *Platypus*) with mammalian and reptilian features is well known, but their lungs have had little attention. Oppel (1905) was probably the only author who did some investigation on the pulmonary structure of adult Monotremes; he tried to find the customary mammalian pulmonary structure as it had been pointed out by Miller and he describes his findings accordingly. Marcus (1937) in a comprehensive article on the comparative microscopical anatomy of the lung does not mention the pulmonary structure of the Monotremes at all.

Material and Methods. Both the lung of *Echidna* and *Platypus* have been thoroughly investigated. This means the consistent use of serial sections stained with Haematoxylin-Eosin or with Resorcin-Saffranin (Weigert, red) for elastica. Suitable places have been mentally reconstructed with the help of serial low-power photographs ($\times 35$) or serial camera-lucida tracings ($\times 70$). Studying the series of pictures, spread on a large table, a three-dimensional picture emerges, a technique which is essential in the study of respiratory units. Illustrations, on the other hand, in this paper are taken from characteristic individual photos or tracings. Large series cannot be reproduced for obvious reasons; only Fig. 11 represents a few serial tracings (cf. legend of Fig. 11).

Echidna

A glance at any histological section shows a network which is not substantially different from that met with in most mammals. Serial sections, however, reveal respiratory units of unusual structure or origin. Acini may, for instance, arise from bronchioli before their termination as can be seen in Fig. 9. In this case it could be objected that the bronchiolus, in its course, splits into several terminal bronchioli, a mode of branching which, occasionally, occurs in typical

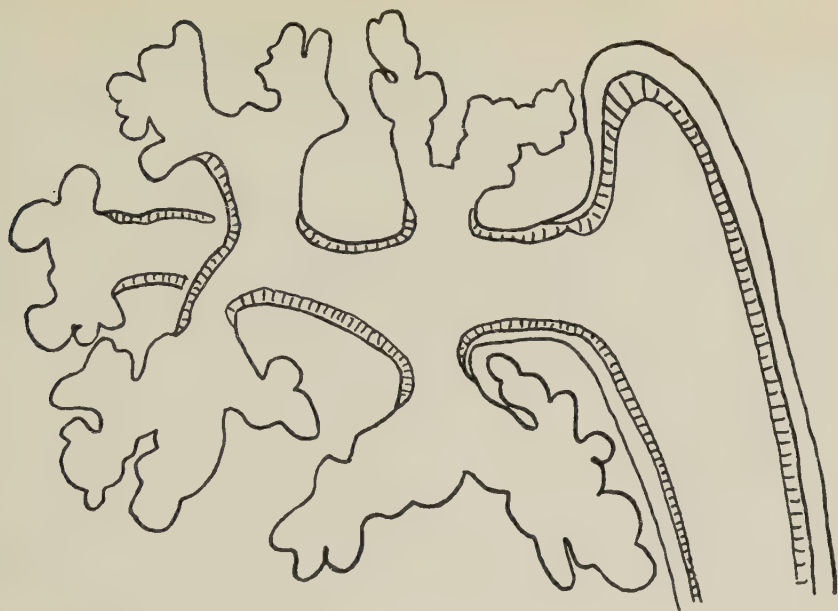


Fig. 9. Echidna, showing several acini arising from a bronchiolus before its termination
The tracing is composed from a few serial sections
Epithelium = shaded. $\times 35$



Fig. 10. Respiratory tissue of a Dog, epithelium (shaded) proceeding to the periphery of acini. $\times 60$

mammals. It will turn out that this explanation is not likely to be true. There is another odd feature in the lung of *Echidna*, viz. epithelium proceeding to some distal places in acini. Similar places can sometimes be seen in the lung of modern mammals, as for instance in the Dog (Fig. 10), undoubtedly a modern mammal and domesticated at that.

Epithelial places in acini, therefore, cannot be considered an abnormal or rudimentary structure. Another structure in the lung of *Echidna* does not occur in modern mammals, viz. that several acini arise from the same bronchiolar level, reminiscent of structures met with in the Dugong. The units are not vesicular as it is in the Dugong, they are a kind of primitive acini with short, cylindrical, alveolated respiratory elements, projecting into various directions (Figs. 11, 12). Structures like that suggest that they are analogous to the origins of vesicles in the Dugong. Many other forms of primitive, rudimentary or strangely arranged acini are also encountered (Figs. 13, 14).

Summary (*Echidna*). The respiratory tissue of *Echidna* is primitive in structure throughout. The origin of some units is reminiscent of the origin of the lobulated vesicles so characteristic in the lung of Dugong. There are, in addition, small, little differentiated

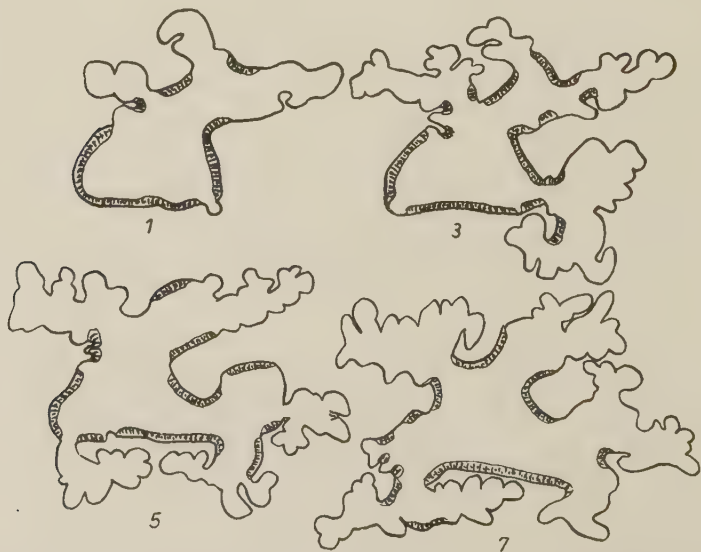


Fig. 11. *Echidna*, serial tracings from sections 1—7. Course of origin of various acini from one bronchiolar level. Sections = 15μ , the series embracing 0.1 mm. of bronchiolus. $\times 25$



Fig. 12. Echidna, tracing from one and the same section, showing 4 acini originating from the same bronchiolar level. $\times 30$



1 mm

Fig. 13. Atypical acinus (Echidna) arising from a bronchiolar termination. $\times 36$

acini which sometimes are nearer to the usual mammalian pattern. In other words, the pulmonary structure of Echidna is a mixture of irregular, rudimentary and of more regular mammalian acini, all of them primitive in nature, many of them arising from bronchioli before their termination.



Fig. 14. Atypical acini (arrow) (Echidna) arising from the termination of a bronchiolus.
 $\times 60$

Platypus

Platypus is, like Echidna, an animal with both mammalian and reptilian features. It lives in the bank of rivers but takes at night to the water, keeping on the surface. Little, almost nothing, of the pulmonary structure is known as yet.

It is expedient, in this case, to deal first with the air passages. Bronchioli, even very small ones, contain cartilage in their wall. This is illustrated in Figs. 15 and 16, tracings of a longitudinal and a cross section through bronchioli less than 0.2 mm. in diameter (from base to base of epithelium). Fig. 15, the tracing of a longitudinally cut bronchiolus ($\times 35$) shows many, and the cross section (Fig. 16, $\times 100$) three small cartilages.

Cartilage in the wall of minute bronchioli is only one of the odd features met with in the lung of Platypus. Again, the respiratory tissue is not of true mammalian structure. Like the lung of Echidna, it is a mixture of primitive acini with less orthodox and even rudi-



Fig. 15. Platypus, bronchiolus containing cartilages in its wall. $\times 35$

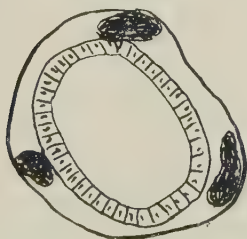


Fig. 16. Platypus, cross cut bronchiolus, containing cartilage in its wall. $\times 100$



Fig. 17. Cross cut bronchiolus with an atypical acinus (cf. text) and an abortive saccule on the opposite side. Tracing, $\times 60$

mentary forms. Acini may arise from non-terminal bronchioli, occasionally several units from the same bronchiolar level. Sometimes a kind of vesicles arises from the end of a bronchiolus or even before. These vesicles are not all round (Figs. 17, 18); they give rise to a number of primitive, cylindrical, alveolated "sacculles", originating each from different places of the vesicles, projecting into various directions. The arrangement is not dendriform as in typical mammalian acini and the rudimentary respiratory elements are poorly alveolated, both with respect to number and shape of the alveoli. A more normal acinar arrangement is shown in Fig. 19.

Discussion

Rudimentary and primitive acinar structures in animals with mammalian and reptilian features cannot be considered a matter of chance. Acini are not only stunted but often originate in a way different from ordinary mammalian lungs. It would be difficult to interpret these unusual pulmonary structures unless the lungs of



Fig. 18. Platypus, atypical air-spaces arising from the terminal of a bronchiolus. Tracing,
× 60

Echidna and Platypus would not be compared with that of Dugong. Its lung does not only represent the most primitive respiratory units, small, little subdivided vesicles, but is also distinguished by the fact that the vesicles originate differently from the acini in modern mammals. Any interpretation is fraught with difficulties, opinions to this effect are at best hypothetical, a fact which should be borne in mind in view of the following attempt. Starting from the fact that the respiratory tissue of modern mammals is basically alike in structure, it is almost unavoidable, in the present case, not to take "evolution" into consideration. Nothing is known about the way in which the mammalian lung developed millions of

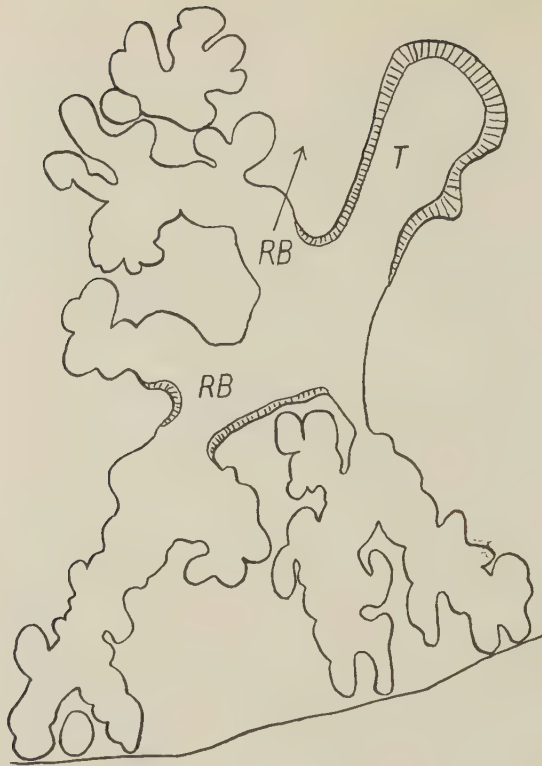


Fig. 19. Platypus, more typical splitting of a terminal (T) bronchiolus into respiratory bronchioli (RB) and primitive acini. Tracing, $\times 60$

years ago. The idea that highly differentiated reptilian lungs could be a link between the reptilian and mammalian pulmonary structure has been refuted in this paper, and, therefore, we are confronted with a blank.

The interpretation of the primitive and rudimentary respiratory elements in *Echidna* and *Platypus* depends on the interpretation of the *Dugong* lung. The poorly lobulated vesicles of which this lung is composed are lined with capillarised respiratory tissue and represent, therefore, in actual fact, respiratory units. They are utterly primitive as compared with the acini of modern mammals even as compared with the less differentiated but typical mammalian acini of *Insectivores*. The only similarity is provided by the vesicular lungs of certain newborn animals. If it is allowed to conclude from

ontogenetic to phylogenetic features the lung of Dugong could possibly be supposed to represent an early stage in the evolution of the mammalian lung. This hypothesis is put forward with due reservation, especially as it is difficult to explain that Dugong has survived from time immemorial with a pulmonary structure which might have been common enough in prehistoric times.

The lung of Monotremes is, to some extent, composed of formations similar to those met with in the lung of Dugong. Apart from such formations the pulmonary structure of Monotremes differs quite generally from the pattern met with in small, medium and big mammals. Both in *Echidna* and *Platypus* the respiratory tissue is primitive and consists of a mixture of rudimentary acini (reminiscent of Dugong) and small and rudimentary units which, to some extent, are similar to the mammalian acinus. Cartilage in the small bronchioli of *Platypus*, a feature characteristic in modern aquatic mammals, can be supposed to be a remnant of aquatic ancestors which may have existed many millions of years ago.

Echidna and *Platypus* cannot be classified as mammals without reservation nor as true reptiles. It is therefore not surprising that their lungs are not of the customary mammalian or reptilian structure. The lung of Dugong, an aquatic mammal, may provide the clue for the recognition of all these lungs. The lung of Dugong represents, as will be presumed as a matter of argument, an early stage in the evolution of the mammalian lung. In the Monotremes the primitiveness of the pulmonary structure, also the presence of formations similar to those met with in the lung of Dugong, suggest that their lungs are in an advanced stage as compared with Dugong and may represent an intermediate stage in the evolution of the mammalian lung.

I am reluctant to use the word "evolution" and I am fully aware that this means exposure to much criticism. However, using the word "evolution" I do not refer to Darwinian or anti-Darwinian theories, I only refer to the gradual change of the respiratory organs from the gills of the fishes to the saccular lungs of amphibia and lower reptiles and, finally, to the highly differentiated acinar lung of mammals.

Summary. Considering that the vast majority of terrestrial and aquatic mammals, the lungs of which have been investigated in 19 representative cases, are basically uniform in the structure of the respiratory tissue, some lungs deviating from the customary

pattern ask for interpretation. It has been shown that the respiratory tissue of Dugong is most primitive and that the lungs of Echidna and Platypus are also primitive in structure, although less so than the lung of Dugong. Many respiratory units in Monotremes are reminiscent of the unique shape and arrangement of the respiratory units in the Dugong. The suggestion is cautiously put forward that the three lungs, rudimentary in structure, are likely to represent early stages in the evolution of the mammalian lung.

Zusammenfassung

19 Lungen von Säugetieren, von solchen, die im Wasser oder auf dem Lande leben sind untersucht worden, und es hat sich herausgestellt, daß die Struktur des respiratorischen Gewebes im Grunde immer die gleichen Züge aufzeigt. Es ist daher erstaunlich, daß trotzdem einige Lungen von der sonst üblichen Struktur erheblich abweichen. Die Lunge von Dugong enthält sehr primitives Gewebe und ähnliches gilt von den Lungen der Monotremen, Echidna und Platypus. Bei diesen Tieren sind einige respiratorische Einheiten der Struktur in der Lunge von Dugong ähnlich, wenn sie auch nicht ganz so primitiv sind. Es wird mit aller Vorsicht versucht, eine Erklärung für die sonderbare primitive Struktur in der Lunge der hier behandelten Tiere zu finden, und es wird hier zur Frage gestellt, ob es sich nicht um frühe Stadien in der Evolution der Lunge der Säugetiere handelt, die merkwürdigerweise erhalten geblieben sind, wie ja auch Echidna und Platypus noch einen Übergang von den Reptilen zu den Säugetieren in ihrer gesamten Körperverfassung darstellen.

Prof. Dr. Stefan Engel,
London NW 7, England,
35 Lyndhorst Avenue

**Beitrag zur Morphologie und Ausbildung des
M. ext. digitorum lateralis bei einigen fünffingrigen Säugern
(Felis domestica, Canis familiaris, Oricolagus cuniculus
und Rattus rattus)**

Von

A. Kaneff

Mit 9 Abbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 1. November 1958)

Bei unseren vergleichend-anatomischen Untersuchungen über die Extensoren der Finger haben wir eine weitgehende Variabilität des lateralen Fingerstreckers des Hundes und der Katze festgestellt, die weder in den Handbüchern der vergleichenden Anatomie der Wirbel- und Haustiere noch in Spezialarbeiten über diese Frage genügend ausführlich beschrieben ist. Die Befunde, die wir von Straus, Bolk, Bronns, Le Double für andere niedrigere Säuger haben, zeigen, daß bei vielen Insektivoren und manchen Karnivoren dieser Muskel nur zwei Sehnen für den 4. und 5. Finger hat.

Die große Verschiedenheit der Form des lateralen Fingerstreckers beim Hund und besonders bei der Katze zeigt, daß hier weitgreifende Umwandlungsprozesse im Gang sind, die zweifellos von großem Interesse für die vergleichende Morphologie sind.

Die Lehrbücher von Martin (1923), Baum-Zietzschmann (1936), Ellenberger-Baum (1943), Klimoff (1950), Petkoff (1955) enthalten eine ausführliche Beschreibung des Muskels beim Hund. Nach diesen Autoren hat der laterale Extensor der Finger zwei Bäuche und zwei Sehnen. Der Muskelbauch für den 5. Finger ist mehr dorsal gelegen und wird als M. ext. digiti minimi bezeichnet. Nach Baum-Zietzschmann entspricht dieser Muskel dem M. ext. digiti minimi beim Menschen. Die Sehne des anderen, mehr volar

gelegenen Bauches spaltet sich distal, und ihre Teile setzen an den ulnaren Ecken der aponeurosen des 3. und des 4. Fingers an. Zeigler (1929) beschreibt eine Variation, bei welcher der Muskel je eine Sehne für den 4. und 5. Finger abgibt, während die Sehne für den 3. Finger von einer Fascie unterhalb des Carpus beginnt.

Nach Martin, Ellenberger-Baum, Klimoff, Petkoff, Kovács besitzt der *m. ext. dig. lateralis* der Katze drei Muskelbäuche und sendet Sehnen für die vier ulnaren Finger. Nach den Angaben von Scharlau verhält sich der Muskel bei den anderen Fleischfressern, z. B. beim Löwen, der Katze sehr ähnlich. Der Autor richtet die Aufmerksamkeit auf den Umstand, daß die Sehnen für den 3. und 4. Finger zusammen durch ein gemeinsames Fach des *Lig. carpi dorsale* hindurchtreten und auf dem Rücken der Mittelhand durch einen *Connexus intertendineus* verbunden sind, während die Sehne des 5. Fingers dorsal von ihnen in einem anderen Fach des *Lig. carpi dorsale* gelegen ist. Wir stellten uns die Aufgabe, die Variationen des *M. ext. dig. lateralis* beim Hund, bei der Katze, beim Kaninchen und bei der weißen Ratte systematisch zu studieren und auf Grund der Ergebnisse unserer Untersuchung, soweit möglich, die Evolution dieses Muskels bei den Fleischfressern aufzuklären.

Für die Ausführung dieser Aufgabe haben wir je 50 vordere Extremitäten von erwachsenen Hunden, Katzen, Kaninchen und weißen Ratten nach der Methode der makroskopischen Sektions-technik bearbeitet. Die Extremitäten der Ratten wie auch die dünneren Sehnen und Sehnenschenkel haben wir mit Hilfe des binokularen Präparationsmikroskops untersucht.

Klassifikation. Um die Veränderungen des Muskels besser darstellen zu können, werden wir den Bauch und die Sehne für jeden Finger getrennt beschreiben. Nach den Präparaten können auf Grund von der Spaltung des Bauches und der Sehne des Muskels 3 Typen aufgestellt werden.

Zum 1. Typus werden alle Präparate gerechnet, bei welchen weder der Bauch noch die Sehne des Muskels eine Spaltung aufweist.

Zum 2. Typus werden die Präparate gerechnet, bei welchen nur die Muskelsehne in zwei oder mehr Sehnenschenkel gespalten ist. In bezug auf die Stellen, wo diese Schenkel inserieren, haben wir diesen Typus in drei Gruppen eingeteilt: Gruppe A: Die ab-

gespalteten Sehnenschenkel verwachsen distal mit der Sehne, aus welcher sie sich absondern. Gruppe B: Mindestens einer von den abgespaltenen Sehnenschenkeln haftet sich am nächsten radialen Finger oder an seiner Sehne an. Gruppe C: Mindestens einer von den abgespaltenen Sehnenschenkeln geht zum nächsten ulnaren Finger oder zu seiner Sehne.

Zum 3. Typus werden alle Präparate gerechnet, bei welchen der Muskelbauch und die Muskelsehne gespalten sind. Hier kommen dieselben Gruppen wie beim 2. Typus vor.

Eigene Befunde

A. M. ext. dig. lateralis bei der Katze liegt oberflächlich auf dem Rücken des Vorderarmes. Er beginnt vom Epicond. later. humeri etwas distal von dem Ursprung des M. ext. digitorum und liegt weiter ulnar von ihm. Im proximalen Drittel des Vorderarmes differenzieren sich die Muskelbäuche.

Muskelbauch und Sehne des 2. Fingers. M. ext. dig. lateralis hat einen gut entwickelten Bauch und eine gut ausgebildete Sehne für den 2. Finger bei 5 von allen 50 Präparaten (10%). Bei diesen Fällen ist die Sehne für den 2. Finger dünner als die der anderen Finger und hat ungefähr $\frac{1}{3}$ ihrer Dicke. Distal liegt diese Sehne neben der Sehne des 3. Fingers im gemeinsamen Fach mit den Sehnen für den 3. und 4. Finger. Am distalen Drittel der Mittelhand geht sie zur Sehne des M. ext. indicis und fügt sich dieser an. Die fünf Präparate gehören zum 2. Typus, Gruppe C. Mit anderen Worten, die abgespaltenen Sehnenschenkel fügen sich zur Sehne des benachbarten 3. Fingers an.

Bei einem Präparat ist die Sehne für den 2. Finger des Muskels halb so dick wie die anderen Sehnen des M. ext. dig. lateralis. Auf eine gewisse Länge ist die Sehne mit der des 3. Fingers verwachsen, doch am distalen Drittel der Mittelhand spaltet sie ein Drittel ihrer Sehnenbündel in einen ulnaren Sehnenschenkel ab, der sich am radialen Eck der Aponeurose des 3. Fingers befestigt. Bei den anderen drei Präparaten spalten sich am distalen Teil des Vorderarmes und der Handwurzel zwei ulnare Sehnenschenkel ab. Der eine von ihnen fügt sich der Sehne des 3. Fingers bei, der andere setzt sich an der radialen Ecke der Aponeurose desselben Fingers an (Abb. 1). Bei letzterem Präparat trennen sich zu der Sehne des 3. Fingers drei Schenkel ab.



Abb. 1

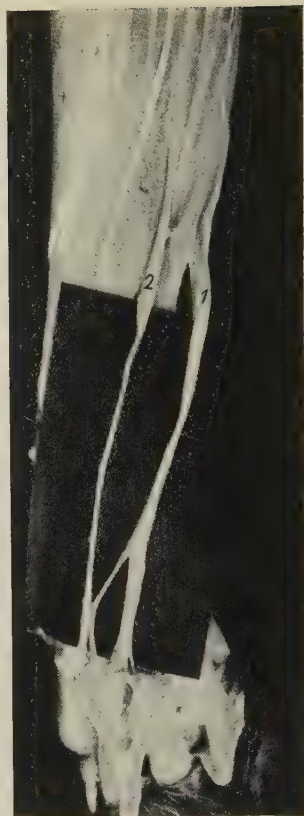


Abb. 2

Abb. 1. Rechte vordere Extremität einer Katze. Der M. ext. digitorum ist abgeschnitten und umgeklappt. 1. Gut ausgebildeter Muskelbauch für den 2. Finger des M. ext. dig. lateralis. Man sieht, daß seine Sehne zwei ulnare Schenkel hat, der proximale, von welchen sich die Sehne für den 3. Finger anschließt (s. auch die kleine Photographie). 2. M. ext. indicis

Abb. 2. Linke vordere Extremität einer Katze. M. ext. dig. lateralis hat keinen Muskelbauch für den 2. Finger. 1. Muskelbauch und Sehne für den 3. Finger. 2. M. ext. indicis

Der Bauch und die Sehne des 3. Fingers sind gewöhnlich gut ausgebildet. Zum 1. Typus gehören 13 Präparate (26%). Bei fünf von ihnen ist der Muskelbauch gut geformt und gibt eine Sehne für den 2. Finger. Bei den anderen acht Präparaten sind nur drei Bäuche und drei Sehnen (für den 3., 4. und 5. Finger) vorhanden. Bei einem von diesen Präparaten, bei denen die Sehne für den 2. Finger des M. ext. dig. lateralis völlig fehlt, stellten wir fest, daß

es in der zwischen der Sehne für den 3. Finger und der des M. ext. indicis gespannten Fascienplatte schräge Sehnenfäden gibt, die sich von der Sehne des 3. Fingers abspalten, sich fächerförmig distal und radial ausbreiten und in der Fascie, ohne sich der Sehne des M. ext. indicis beizufügen, enden.

Zum 2. Typus gehören die übrigen 37 Präparate (74%). Fünf von ihnen gehören zur Gruppe A (Abb. 2). Bei ihnen spaltet sich noch zu Beginn der Mittelhand von der Sehne für den 3. Finger ein gut differenzierter Sehnenschenkel ab, der distal sich bogenförmig krümmt und mittels eines dichten Streifens der Sehne des M. ext. indicis zustrebt. Die Sehnenfasern des Schenkels verwachsen aber nicht mit der Sehne des M. ext. indicis, sondern



Abb. 3. Rechte vordere Extremität einer Katze. Ähnlicher Befund wie bei der Abb. 2, mit der Abweichung, daß der von der Sehne für den 3. Finger abgespaltene Sehnenschenkel ein Bündel zur Sehne des M. ext. indicis sendet (s. auch die kleine Photographie). 1. Anteil des M. ext. dig. lateralis für den 3. Finger. 2. M. ext. indicis

winden sich ulnarwärts und befestigen sich an der radialen Ecke der Aponeurose des 3. Fingers (Abb. 2). Bei einem von diesen fünf Präparaten gesellt sich der abgespaltene radiale Schenkel der Sehne für den 3. Finger des *M. ext. digitorum* zu. Die anderen 32 Präparate gehören zur Gruppe B. Bei 14 von ihnen spaltet sich der Sehnenschenkel von der Sehne des 3. Fingers in verschiedener Höhe des osteofibrosen Kanals des *Lig. carpi dorsale* oder auf dem Rücken der Mittelhand bis zu ihrer Mitte. Der Schenkel teilt sich distal in zwei Stränge, wobei sich der eine an der Sehne des *M. ext. indicis* und der andere an der radialen Ecke der Aponeurose des 3. Fingers befestigt (Abb. 3). Das Verhältnis zwischen der Stärke der Fäden der beiden Stränge ist wechselnd: Entweder ist der Strang für die Sehne des *M. ext. indicis* sehr dünn und dieser für den 3. Finger dicker oder umgekehrt. Bei den anderen 18 Präparaten sonderte sich der Sehnenschenkel in verschiedener Höhe von der Sehne des 3. Fingers ab und vereinigte sich vollständig mit der Sehne des *M. ext. indicis*. Hier müssen wir bemerken, daß wir bei dieser Gruppe ein Präparat beobachtet haben, bei welchem der abgespaltene Schenkel ganz dünn und aus nur wenigen Sehnenfasern besteht, so daß er kaum in der Zwischensehnenfascie erkannt werden kann. Bei einem anderen Präparat dagegen beträgt die Dicke dieses Schenkels ungefähr die Hälfte der Dicke der Sehne des 3. Fingers. Zwischen diesen Endformen besteht eine ganze Reihe von Übergangsformen.

Wir haben keine Präparate vom 3. Typus gefunden.

Der Bauch und die Sehne des 4. Fingers. Der Bauch des 4. Fingers kann mit dem des 3. Fingers verwachsen sein, öfters aber ist er gut gesondert. Dem 1. Typus gehören 96% der Präparate an. Die Sehne ist ungeteilt und befestigt sich an der ulnaren Ecke der Aponeurose des 4. Fingers. Zum 2. Typus kann ein Präparat (2%) gerechnet werden. Bei ihm spaltet sich $\frac{1}{10}$ von dem Faserbestand der Sehne des 4. Fingers als ein dünner radialer Schenkel ab, der im Gebiet der Handwurzel sich der Sehne des 3. Fingers anschließt (Gruppe B).

Zum 3. Typus gehört ein Präparat (2%). Der Muskelbauch ist hier gut ausgebildet, obwohl er an sich klein ist. Seine Sehne ist sehr dünn (ungefähr $\frac{1}{20}$ von der Sehne des 4. Fingers). Im Gebiet der Handwurzel gesellt sie sich der Hauptsehne des 4. Fingers zu (Gruppe B).

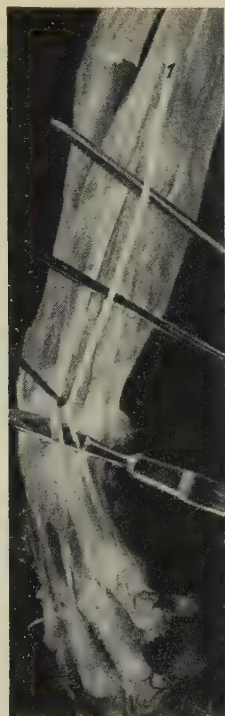


Abb. 4. Linke vordere Extremität einer Katze. 1. Anteil des M. ext. dig. lateralis für den 5. Finger. Die Sehne geht immer durch ein selbständiges Fach des lig. carpi dorsale hindurch

Der Bauch und die Sehne des 5. Fingers. Der Bauch dieses Fingers ist immer sehr gut entwickelt und größer als die der anderen Finger. Die Sehne gehört immer zum 1. Typus, geht in allen Fällen durch ein selbständiges Fach des Lig. carpi dorsale durch und inseriert an der ulnaren Ecke der Aponeurose des 5. Fingers (Abb. 4).

B. Der M. ext. dig. lateralis beim Hund unterscheidet sich nicht wesentlich in bezug auf seine Lage und seinen Ursprung von demselben Muskel wie bei der Katze. Auf dem mittleren Drittel des Vorderarmes sondern sich zwei Muskelbäuche voneinander ab, die je eine Sehne haben. Die Sehnen befestigen sich gewöhnlich an den ulnaren Ecken der Aponeurosen des 4. und 5. Fingers. Die beiden Sehnen liegen immer in einem gemeinsamen Fach des Lig. carpi dorsale. Ein Bauch und eine Sehne für den 2. Finger wurde in keinem einzigen Fall festgestellt.

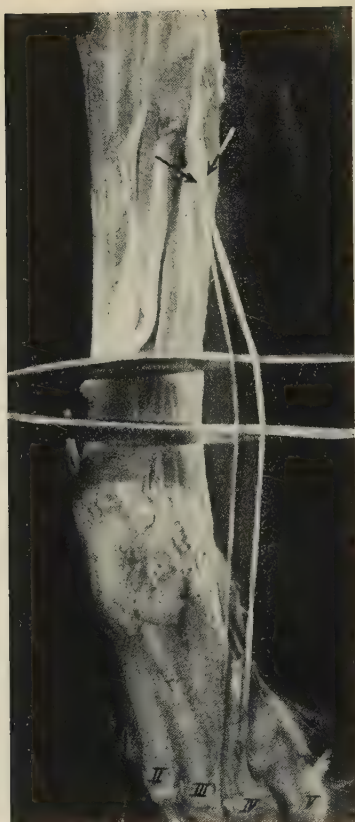


Abb. 5



Abb. 6

Abb. 5. Linke vordere Extremität eines Hundes. Die Pfeile zeigen die Muskelbäuche des M. ext. dig. lateralis, dessen Sehnen zum 3. und 4. Finger gehen

Abb. 6. Rechte vordere Extremität eines Hundes. 1. Der M. ext. digitorum ist distalwärts umgeklappt. Es ist zu sehen, daß die Sehne für den 4. Finger die Hälfte seiner Fasern abspaltet und sie zum 3. Finger entsendet

Wir haben gut ausgebildete Sehnen und Bäuche für den 3. Finger in 15 Präparaten (30%) gefunden (Abb. 5). Gewöhnlich ist der Muskelbauch auf einer Strecke von 10 bis 15 mm mit dem für den 4. Finger verwachsen und radialwärts von ihm gelegen. Die Sehne dieses Bauches erreicht etwa $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{3}$ der Dicke der Sehne für den 4. Finger, die aber gewöhnlich nur halb so dick wie die für den 5. Finger ist. Alle Präparate gehören zum 1. Typus.

Der Bauch und die Sehne für den 4. Finger sind immer gut entwickelt. Die Sehne befestigt sich an der ulnaren Ecke der Aponeurose des 4. Fingers. Zum 1. Typus gehören 32% von den Präparaten. Bei den 30% von ihnen wird ein Bauch und eine Sehne auch für den 3. Finger beobachtet, dagegen in 2% bestehen diese nicht. Mit anderen Worten, in diesen 2% gibt der Muskel nur zwei Sehnen — für den 4. und den 5. Finger — ab.

Zum 2. Typus werden 34 Präparate gerechnet (68%). Alle gehören der Gruppe B an. Bei 33 von ihnen spalten sich, meistens in der Mitte der Mittelhand, viel seltener noch auf dem Unterarm, von der Sehne für den 4. Finger die Hälfte bis $\frac{1}{5}$ der Sehnenfasern ab und bilden einen radialen Sehnenschenkel, welcher sich an der ulnaren Ecke der Aponeurose des 3. Fingers ansetzt (Abb. 6). Bei den Fällen, in denen der Sehnenschenkel sehr dünn ist, erreicht er kaum die Ecke der Aponeurose des 3. Fingers.

Bei einem Präparat wurden zwei abgespaltene Sehnenschenkel festgestellt. Der eine von ihnen gesellt sich der Sehne für den 4. Finger zu, der andere dagegen setzt sich an der ulnaren Ecke der Aponeurose des 3. Fingers an.

Der Bauch und die Sehne für den 5. Finger sind gut ausgebildet und gehören immer zum 1. Typus. Die Sehne liegt mit derjenigen für den 4. oder eventuell mit der für den 3. Finger in einem gemeinsamen Fach.

C. Der M. ext. digitorum lateralis beim Kaninchen unterscheidet sich nicht wesentlich in bezug auf seine Lage und seinen Ursprung von demselben Muskel der anderen von uns untersuchten Säuger. Auf dem distalen Drittel des Vorderarmes gibt er zwei

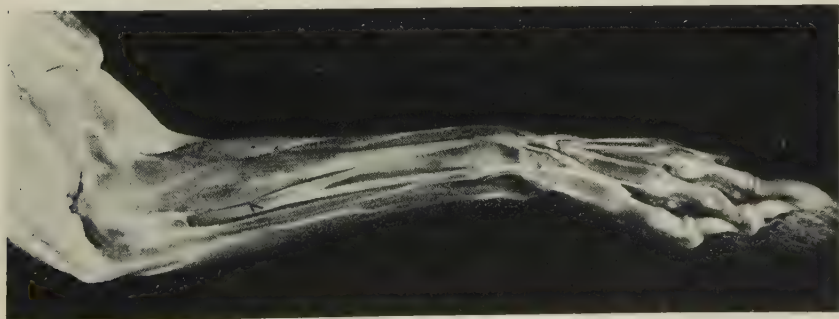


Abb. 7. Rechte vordere Extremität eines Kaninchens. 1. M. ext. dig. lateralis

Sehnen ab, die meistens gut entwickelte Muskelbäuche haben. Die an den ulnaren Seiten des 4. und 5. Fingers ansetzenden Sehnen liegen in einem gemeinsamen Fach des Lig. carpi dorsale und gehören immer dem 1. Typus an (Abb. 7).

D. Die Muskelbäuche der M. ext. dig. lateralis der weißen Ratte sind zu ihrem größten Teil verwachsen. Ihre Sehnen liegen in einem selbständigen Fach und setzen sich an den ulnaren Seiten des 4. und 5. Fingers an. Bei den meisten untersuchten Extremitäten gehört der Muskel dem 1. Typus. Nur bei einem Präparat spaltet sich in der Mitte des Vorderarmes vom Anfangsstück der Sehne für den 5. Finger etwa $\frac{1}{20}$ von seinen Faserbündeln in Form eines dünnen Schenkels ab, der zur Sehne für den 4. Finger geht und sich mit dieser Sehne vereinigt (2. Typus, Gruppe B).

Zusammenfassung und Besprechung der Befunde

Aus den Literaturangaben geht hervor, daß der M. ext. dig. later. nur bei manchen Beuteltieren und Insektivoren eine einzige Sehne hat, die nur zum 5. Finger geht. Bei den meisten Beuteltieren, Nagern und Insektivoren dagegen sendet er viel öfters je eine Sehne zum 4. und 5. Finger.

Unsere an weißen Ratten und Kaninchen durchgeführten Untersuchungen bestätigen die obigen Befunde. Die Bestandteile (Muskelbauch und Sehne) des Muskels sind gut ausgebildet (besonders bei der weißen Ratte) und zeigen eine beträchtliche Beständigkeit in bezug auf die Ganzheit der Sehnen und der Bäuche für die einzelnen Finger. Unter den 100 untersuchten Extremitäten von weißen Ratten und Kaninchen konnten wir eine Spaltung der Sehnen des M. ext. dig. lateralis nur einmal bei einer Extremität einer weißen Ratte feststellen.

Was die Fleischfresser betrifft, können wir auf Grund von den Ergebnissen unserer Untersuchungen behaupten, daß das Gebiet des Muskels sich durch Abspaltung von Teilen des am radialsten gelegenen Muskelbauches vergrößert, dessen Sehne den radial von ihr gelegenen Finger versorgt. Wenn wir nun die an den untersuchten Hundeextremitäten vorgefundenen Befunde einer Analyse unterwerfen, sehen wir, daß beim Hund nur in 2% der Fälle (N 1 von der Abb. 8) der M. ext. dig. lateralis den 4. und 5. Finger mit Sehnen versorgt. Von der uns zugänglichen Literatur wird nur in der Arbeit von Zeigler über einen ähnlichen Fall berichtet. Bei ihm

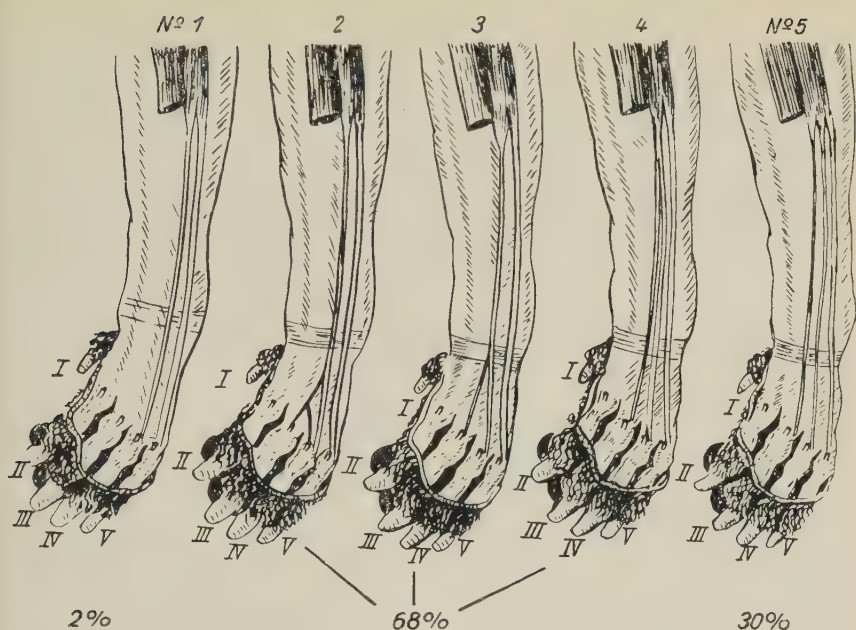


Abb. 8. Schema der Abspaltung des aus Muskelbauch und Sehne zusammengesetzten Teiles des M. ext. digitorum lateralis für den 3. Finger beim Hund

jedoch soll eine dünne und schwache Sehne aus einer Fascie unterhalb der Handwurzel entspringen und am 3. Finger ansetzen. Andererseits ist in 30% der untersuchten Hundeextremitäten eine Sehne vorhanden, die sich an der ulnaren Ecke der Aponeurose des 3. Fingers anheftet und aus einem gut abgesonderten Muskelbauch hervorgeht, der innig mit dem für den 4. Finger verwachsen ist (N 5 der Abb. 8). Die übrigen 68% der Fälle stellen Übergangsformen dar, bei welchen sich die Sehne für den 3. Finger in verschiedener Höhe von der für den 4. Finger abspaltet (N 2, 3 und 4 der Abb. 8). Unserer Meinung nach sind diese Übergangsformen als Erscheinungen eines Prozesses der Abspaltung eines selbständigen Muskelbestandteils für den 3. Finger zu betrachten.

Der M. ext. dig. lateralis ist am stärksten bei den Feliden entwickelt. Nach unserem Material verbreitert sich bei der Hauskatze sein Gebiet noch mehr radial, indem vom Bauch und der Sehne für den 3. Finger ein Teil für den 2. Finger abgespalten und abgesondert wird. Dieser Standpunkt wird von folgenden, in der Tabelle 1 an-

Tabelle 1

Ty- pen	2. Finger				3. Finger				4. Finger				5. Finger			
	Häufig- keit	Gruppen in %			Häufig- keit	Gruppen in %			Häufig- keit	Gruppen in %			Häufig keit	Gruppen in %		
		a	b	c		a	b	c		a	b	c		a	b	c
I					26 0/0	--	--	--	96 0/0	--	--	--	100 0/0	--	--	--
II	10 0/0	--	--	10	74 0/0	10	64	--	2 0/0	--	2	--	--	--	--	--
III					--	--	--	--	2 0/0	2	--	--	--	--	--	--
Die Seh- ne fehlt	90 0/0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

gegebenen Befunden begründet. Wenn wir die Spaltung der Sehnen des M. ext. dig. lateralis der Reihe nach von der für den 3. bis zu der für den 5. Finger vergleichen, bemerken wir, daß die Sehne für den 5. Finger am seltensten gespalten ist (also die beständigste seiner Form ist). Dafür hat der 1. Typus die größte Häufigkeit (100%). Gleichzeitig findet man am häufigsten, daß die Sehne für den 3. Finger gespalten ist. Das geht aus dem kleinsten Prozentsatz des 1. Typus (26%) klar hervor. Die verhältnismäßig große Unbeständigkeit dieser Sehne ist aus dem ziemlich großen Prozentsatz des 2. Typus (74%) ohne weiteres ersichtlich. Bei allen Präparaten des 2. Typus findet man eine sehr große Verschiedenheit in bezug auf die Stärke der Sehnenschenkel, die von der Sehne des 3. Fingers abgespalten sind und sich der Sehne des M. ext. indicis zugesellen. Aus derselben Tabelle ist zu ersehen, daß in 10% der Fälle die abgespaltenen Sehnenteile wieder zur Sehne des 3. Fingers zurückkehren und somit diese Fälle zur Gruppe A gerechnet werden müssen. Andererseits, bei den übrigen 64% sendet der abgespaltene Sehnenschenkel $\frac{1}{10}$ bis $\frac{9}{10}$ von seinen Fasern zur Sehne des M. ext. indicis oder vereinigt sich der ganze Schenkel mit dieser Sehne. Unserer Meinung nach stellen die letzten Varietäten, die zur Gruppe B gehören, verschiedene Übergangsformen dar, die als Erscheinungen des Abspaltungsprozesses eines Teiles der Sehne und des Muskelbauches für den 3. Finger und der Ausbildung eines selbständigen Muskelteils für den 2. Finger gedeutet werden können. Diesen selbständigen gut ausgebildeten, vom M. ext. dig. lateralis abstammenden, mit ihm innig verwachsenen und morphologisch zu ihm gehörenden Muskelteil, der eine Verbindung mit der Sehne

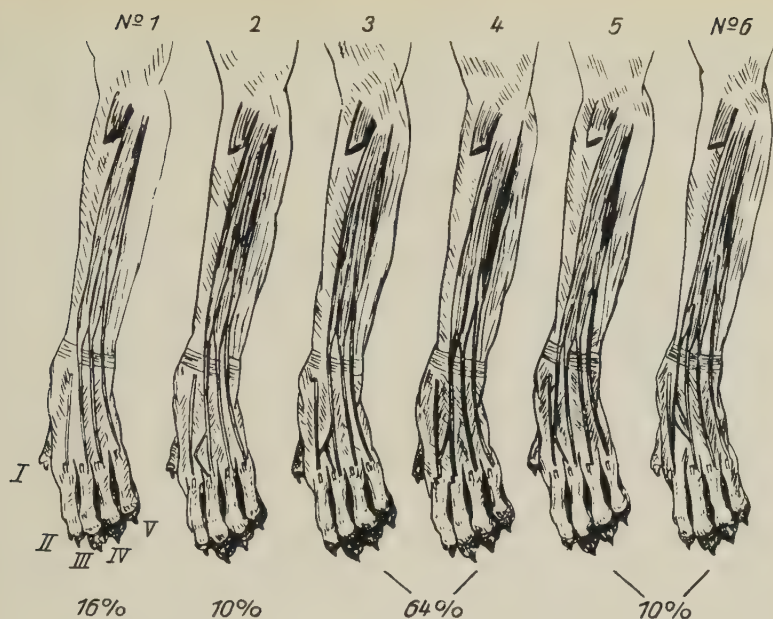


Abb. 9. Schema der Abspaltung eines Teiles des M. ext. dig. lateralis für den 2. Finger bei der Katze

des 3. Fingers durch dünne Sehnenstränge erhält, trifft man in 10% der Fälle (2. Typus, Gruppe C) an.

Die Verschiedenheit der Formen des M. ext. dig. lateralis bei der Katze ist noch besser aus der Figur der Abb. 9 ersichtlich. Man sieht, daß der M. ext. dig. lateralis in 16% der Fälle drei Muskelbäuche und drei Sehnen, d. h. je eine für den 3., 4. und 5. Finger, hat. Dieser Zustand, der die Anfangsform der Differenzierung des Muskels bei diesem Säugetier darstellt, findet man beim Hund in 30% der Fälle. Unserer Meinung nach ist die Endform der morphologischen Differenzierung dieses Muskels bei der Katze durch die vollständige Ausbildung einer Sehne und eines Bauchs für den 2. Finger charakterisiert. Wir stellen sie in 10% der Fälle fest (N 5 und 6 der Abb. 9). Die Muskelformen der übrigen 74%, die sich beim heutigen Stande der morphologischen Differenzierung dieses Muskels bei der Katze am häufigsten finden und den Prozeß dieser Differenzierung des Muskels und der Muskelsehne für den 2. Finger zeigen, stellen Übergangsformen dar (N 2, 3 und 4 der Abb. 9). Es ist von Interesse, zu bemerken, daß die Sehne für den 5. Finger

des M. ext. dig. lateralis bei der Katze immer in einem selbständigen Fach des Lig. carpi dorsale gelegen ist, während die anderen Sehnen durch ein anderes, doch von dem des M. ext. digitorum abgesonderten Fach hindurchtreten.

Ergebnisse

Unsere Untersuchungen führen zu folgenden Schlußfolgerungen:

1. Der M. ext. dig. lateralis bei Kaninchen und bei der weißen Ratte sendet regelmäßig je eine Sehne für den 4. und 5. Finger. Die Sehnen zeigen eine große Beständigkeit und sind nur sehr selten gespalten.
2. Beim Hund werden sehr selten (in 2%) Fälle angetroffen, bei denen der M. ext. dig. lateralis Sehnen nur zum 4. und 5. Finger entsendet, wie dies bei der weißen Ratte und beim Kaninchen die Regel ist. Vielmehr findet sich ein fortschreitender Bildungsprozeß, der durch Abspaltung von der Sehne oder sogar von dem Bauch des 4. Fingers einen selbständigen Muskel für den 3. Finger entstehen läßt. Deswegen ist die Sehne für den 4. Finger betreffs ihrer Gesamtheit unstabil; bei 68% der Fälle spaltet sich von ihr eine Sehne für den 3. Finger ab, ohne daß sich ein selbständiger Muskelbauch ausbildet. Dieser Prozeß ist bei 30% der Fälle, bei denen ein gut ausgebildeter Muskelteil des M. ext. dig. lateralis für den 3. Finger vorhanden ist, als beendet zu betrachten.
3. Bei den untersuchten Katzen versorgt der M. ext. dig. lateralis in keinem einzigen Fall nur den 4. und 5. Finger mit Sehnen. Bei 16% der Fälle besitzt er drei gut ausgebildete Muskelbäuche, dessen Sehnen nur an den 3., 4. und 5. Finger ansetzen. Bei 74% der Fälle ist die Sehne für den 3. Finger gespalten; ein Teil der abgespaltenen Sehnenbündel geht zum 2. Finger. Bei den letzten 10% der Fälle besitzt auch dieser Teil einen gut ausgebildeten Muskelbauch. Auf diese Weise besitzt der M. ext. dig. lateralis in diesen 10% der Fälle vier Muskelbäuche und vier Sehnen für die vier ulnaren Finger.

*Institut d'Anatomie humaine de l'Académie de médecine-Sofia
(Directeur: Prof. Dr. D. Kadanoff)*

Apport à la morphologie et au développement du M. ext. digitorum lateralis chez quelques mammifères inférieurs à cinq doigts

(*Felis domestica*, *Canis familiaris*, *Orictolagus cuniculus* et *Rattus rattus*)

par

Aristotel Kaneff, assistant.

(Résumé)

Ayant pour but d'étudier la division des corps charnus et des tendons de l'extenseur latéral des phalanges, l'auteur a disséqué 50 membres antérieurs de chacun des animaux suivants: chats, chiens, lapins et rats. L'auteur a constaté que chez *le lapin* et chez *les rats* le muscle fournit des tendons uniquement au 4^{ème} et 5^{ème} doigts. Parmi ces 100 membres il a constaté la division des tendons en question dans un seul cas. D'après l'auteur le muscle fournit chez *le chien* des tendons seulement pour le 4^{ème} et le 5^{ème} doigt dans 2 % des cas. Selon l'opinion de l'auteur chez ce mammifère se manifeste un procès de division d'un faisceau charnu et d'un tendon pour le 3^{ème} doigt de la masse charnue et du tendon du 4^{ème} doigt. Ce procès est plus avancé dans 30 % des cas, où le muscle extenseur latéral des phalanges a 3 faisceaux charnus bien formés pour le 3^{ème}, le 4^{ème} et le 5^{ème} doigt. Quant aux autres 68 % des cas l'auteur les considère comme des formes transitoires où le tendon pour le 3^{ème} doigt se divise à des points différents du tendon du 4^{ème} doigt.

En faisant l'analyse des faits rassemblés au cours des recherches sur les membres des chats, l'auteur constate, que chez le chat il n'y a aucun cas où le muscle ext. dig. lateralis fournisse des tendons seulement pour le 4^{ème} et le 5^{ème} doigt. Dans 16 % des cas le muscle possède 3 faisceaux charnus avec 3 tendons pour le 3^{ème}, le 4^{ème} et le 5^{ème} doigt, tandis que dans 10 % des cas il a 4 faisceaux charnus avec 4 tendons pour le 2^{ème}, le 3^{ème}, le 4^{ème} et le 5^{ème} doigt tous bien formés. D'après l'auteur les 74 % des cas qui restent représentent des formes transitoires, où une partie des fibres du tendon pour le 3^{ème} doigt détache sur la face dorsale du métacarpe comme un tendon surnuméraire, qui se dirige vers le 2^{ème} doigt pour rejoindre le tendon de l'extenseur propre de l'index, ou bien pour s'insérer à l'angle interne de la bandelette fibreuse de forme triangulaire du 2^{ème} doigt. Ces formes pourraient être traitées comme expression morphologique du procès de division d'une partie du faisceau charnu et du tendon du 3^{ème} doigt pour former un muscle, bien formé, pour le 2^{ème} doigt.

L'auteur pense, que de cette façon le muscle, qui chez les mammifères les plus inférieurs fournit des tendons uniquement au 5^{ème} ou au 4^{ème} et au 5^{ème} doigt, augmente chez quelques autres mammifères son territoire dans la direction latérale et étend son action aussi sur les doigts plus latéraux.

Schrifttum

- Baum-Zietzschmann: Anatomie des Hundes. Paul Parey Verlag, Berlin (1936).
- Bolk, L., u. a.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Urban-Schwarzenberg, Berlin-Wien 5 (1938).
- Bronn, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 4, 5. Abt. Säugetiere. Wintersche Verlagshandlung, Leipzig 1 (1874—1900).
- Le Double: Traité des variations du système musculaire de l'homme et de leur signification au point de vue de l'antropologie zoologique, tome II, Schleicher Frères, éditeurs, Paris (1897).
- Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Springer Verlag, Berlin (1943).
- Howell, B. A.: The musculature of antebrachium and manus in the Platypus. American journal of anatomy 5 (1936) 59.
- Klimoff, B. F.: Anatomia domaschnich jivotnich, tom I, Gosudarstvenoe izdatelstvo sel'skochozjaistvenoi literaturi, Moskwa (1950).
- Kovács, Joz.: Die Skelettmuskeln der Katze (*Felis domestica* Briss). Anat. Inst. der kgl. Ung. tierärztlichen Hochschule in Budapest. Auszug aus der Inauguraldissertation, Budapest, „Patria“ Irodalmi vállalat és nyomdai részvénytársaság (1933).
- Martin, Paul: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Von Schiskhardt & Ebner Verlag, Stuttgart 4 (1923).
- Scharlau, B.: Die Muskeln der oberen Extremität einer 18jährigen Löwin. Zeitschrift für Anatomie u. Entwicklungsgesch. 77 (1925) 199.
- Straus, W. L.: The filogenie of the human forearm extensor. Hum. biol. 29 (1941) 49.
- Zeigler, H.: Muskelvarietäten bei Haustieren. Zeitschr. für Anatomie u. Entwicklungsgesch. 91 (1930) 446.

Dr. Aristotel Kaneff, Sofia, Bulgarien,
Anatom. Institut der Akademie für Medizin

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Rostock
(ehemaliger Vorstand: Prof. Dr. Fr. Strecker)
und dem
Anatomischen Institut der Humboldt-Universität Berlin
(Direktor: Prof. Dr. Dr. A. Waldeyer)*

Über Bau und Spannungsverhältnisse am M. plantaris und Soleusbogen des menschlichen Unterschenkels¹

Von

H.-H. Loetzke

Mit 7 Abbildungen

(Eingegangen am 1. November 1958)

Einleitung	131
Besprechung des Schrifttums	132
Material und Technik	140
Beschreibung der Befunde	140
Der M. plantaris	140
Der Arcus tendineus m. solei	143
Erörterung der Befunde	153
Zusammenfassung	158
Schrifttum	159

Einleitung

Zur zusammenhängenden Erfassung der speziellen Bindegewebsverhältnisse einzelner Körpergegenden sowie zur Klärung ihrer Bedeutung und Gesetzmäßigkeiten fehlen — trotz vieler bereits erfolgter Bearbeitungen — noch zahlreiche Einzeluntersuchungen. Das betrifft auch den distalen Kniekehlenbereich mit dem M. plantaris und dem Soleus. Beide Strukturen führen darüber hinaus weiter in den Gesamtzusammenhang der proximal und distal sich anschließenden Verhältnisse.

Genauere Angaben über diese beiden Bildungen beim Menschen sind spärlich und in der erreichbaren Fachliteratur weit verstreut. Sie weichen

¹ Herrn Prof. Dr. Fr. Strecker, Rostock, in Dankbarkeit zum 80. Geburtstag.

trotz der verhältnismäßig einfachen Befunderhebung häufig genug auffällig stark voneinander ab. Deshalb wurden diese Angaben — soweit sie gegenüber denen der Voruntersucher neue Beobachtungen oder Deutungen enthalten — in einer ausführlicheren einleitenden Darstellung zusammengetragen und weiter unten mit den danach beschriebenen eigenen Befunden verglichen und besprochen. Schon die Unterschiede in den Literaturangaben scheinen eine Nachuntersuchung zu rechtfertigen. Diese beschränkt sich vorliegend auf die Verhältnisse in der Umgebung des Soleusbogens.

Besprechung des Schrifttums

Bei den urodelen Amphibien gehen auf der Beugeseite des Unterschenkels aus dem *M. flexor primordialis* die *Mm. gastrocnemius*, *soleus*, *plantaris* und *flexor fibularis* hervor. Der *Plantaris* bildet sich in dem Maße zurück, wie der *M. triceps surae* — aus der Vereinigung von *Gastrocnemius* und *Soleus* entstehend — an Masse und an Gliederung seines Aufbaus zunimmt. Der Muskelbauch des *Plantaris* bleibt auf der lateralen Seite; seine Sehne verbindet sich mit der *Plantaraponeurose*, die phylogenetisch als Ansatz der *Plantarissehne* an der *Planta pedis* erscheint. Eine vollständige Trennung des Muskels von dieser *Aponeurose* tritt bei den Anthropoiden auf und ist erst beim Menschen als Regel zu betrachten. Näheres u. a. bei G. Backman (1936), E. Glaesmer (1908), E. Loth (1908, 1914), R. Rafinski (1938), L. Ribbing (1909) und E. Vuori (1931). H. Frey (1913, 1918–1919) erblickt in den variablen Verhältnissen des *Plantaris* ein starkes Bestreben zur Unabhängigkeit, verbunden mit der Neigung zur Rückbildung vom distalen Ende her, da der *Plantaris* — ihrer Ansicht nach — mit dem Verlust des Angriffspunkts an der *Aponeurose* den Weg zur Rückbildung antritt.

Nahezu übereinstimmend beschreiben alle Untersucher den weniger variierenden Ursprungsort des *M. plantaris* am fib. *Condylus* des Femur und distal von einem Teil der Kniegelenkkapsel herab bis zum *Lig. poplit. obliqu.* Die Stellen seiner Insertion weichen in ihrer Lage zum Teil erheblich voneinander ab. A. Vesal beschreibt klar die häufigste Form des Ansatzes: „*Tertii musculi tendo hinc deorsum ad internum usque calcis latus fertur, iuxta posteriorem calcis sedem ipsi implantatus, non autem pedis plantam subiens, illius musculi modo, quem in simia latum plantae tendinem educere, prius recensui.*“ J. Winslow (1732, 1776) sagt von der *Plantarissehne*: „*Il continue sa route le long de ce bord du gros tendon jusqu'en bas, où il se confond avec le gros tendon, et s'insere*

avec lui au côté externe de la face postérieure du calcaneum, sans aucune communication distincte avec l'aponévrose plantaire.“ Nach Hildebrandt-Weber (1830) verliert sich die Sehne, indem sie sich ausbreitet, teils an dem oberen Teile des Tuber calcanei, teils an dem Kapselbande des Fußgelenks, teils im Lig. laciniatum. Nach W. Gruber (1845) erreicht die Sehne am unteren Dritteile die Achillessehne, verbindet sich mit der inneren Seite derselben und verliert sich zuletzt mit zerstreuten Fasern zwischen dieser und dem Fersenbeine. J. Henle (1871) sieht den *M. plantaris* durch die besondere Entwicklung des Fersenhöckers von der Plantarfascie abgedrängt und nun veranlaßt, sich einen Anheftungspunkt zu suchen, welcher einigermaßen vom Zufall bestimmt wird. In der Mehrzahl der Fälle gelangt die Sehne des Plantaris an die tibiale Seite der Achillessehne und inseriert am Tuber calcanei vor der Bursa calcanea; hier kann sie eine Verstärkung der vorderen Wand des Schleimbeutels bilden, was Frohse-Fränkell (1913) als das Normale bezeichnen. A. Benninghoff (1944), A. Macalister (1868), J. Wood (1864) u. a. erwähnen außerdem eine Insertion in der Fascia cruris, J. Hyrtl (1878) eine solche im fettreichen Bindegewebe unter der Achillessehne. Andere Untersucher sehen die Sehne um den tibialen Rand des Tuber calcanei verlaufen und sich mit der Plantarfascie oder auch -aponeurose verbinden, wie u. a. W. Krause (1903). Auch ein fibular vor der Achillessehne liegender Ansatz ist beschrieben worden (G. Alker, 1957). Manche Autoren (z. B. A. Fourcroy, A. Monro) schreiben dem Sehnenansatz eine besondere Beziehung zur Bursa tend. m. tricipitis zu. Nach G. Joesell (1884) zieht die Plantarissehne in einer Anzahl von Fällen mehr nach vorn durch die Fettmasse, welche zwischen der Achillessehne und der Fascia cruris prof. liegt. Sie hängt dabei durch kleine fibröse Stränge mit den Kapseln der Artic. talo-cruralis und der Artic. talo-calcanea zusammen.

Nach W. Grubers (1845) Beobachtungen fehlt der *M. plantaris* nur selten. Nach J. Henles (1871) und J. Fr. Meckels (1816) Erfahrungen fehlt er jedoch häufiger als der *M. palm. long.*, während C. Gantzer das Gegenteil behauptet und C. Hallett ihn an keiner der von ihm untersuchten 105 Leichen vermißte. Sein Fehlen wird von Le Double (1897) mit 6,8 % angegeben; er stützt sich dabei außer auf eigene (420 Fälle), auch auf die Untersuchungen von G. Schwalbe und W. Pfitzner (520 Fälle) sowie von W. Gruber (1879) mit 1400 Fällen. G. Alker (1957) beschreibt neuerdings ein

Fehlen in 3 von 153 untersuchten Fällen (1,9 %) und R. K. George ein solches in 8,4 % (352 Fälle), dabei links häufiger als rechts. Näheres über Insertionsvarianten und Fehlen des Muskels bei G. Alker (1957), Le Double (1897), P. Ancel (1901), Frohse-Fränkell (1913), J. Henle (1871), G. Oselladore (1923) und Testut-Latarjet (1928).

Der kurze schlanke Muskelbauch in seinen oberen Abschnitten von anderen Muskeln unbedeckt — geht hoch proximal in seine Sehne über. Braus-Elze (1954) beziehen die Höhe dieser Übergangsstelle auf die Kniegelenkspalte, J. Henle (1871) sowie Frohse-Fränkell (1913) auf den Zusammenschluß der beiden Gastrocnemiusköpfe, F. Sieglbauer (1940) auf den oberen Popliteusrand, J. Tandler (1926) auf den oberen Soleusrand und W. Gruber (1845) auf den mit der Konvexität nach hinten gerichteten Halbbogen des M. soleus. Genauere Angaben über die Verbindung zwischen Sehne und Muskelbauch sind spärlich, daher mußten Abbildungen und Texte von Lehrbüchern und Atlanten vergleichsweise mit herangezogen werden. Auf diesen Bildern findet man den Übergang vom Muskel zur Sehne unterschiedlich dargestellt. Bei A. Benninghoff (1944), Braus-Elze (1954), G. Chiarugi (1924), Kiss-Szentágothai (1955), R. Sinelnikow (1952), J. Sobotta (1944), W. Spalteholz (1939), M. Woerdeman (1954), G. Wolf-Heidegger (1954) u. a. ist der Muskel fusiform gebaut abgebildet. Nach G. Broesike (1902), W. Gruber (1845), W. Henke (1888), E. Pernkopf (1943), Rauber-Kopsch (1947) und G. Töndury (1951) entwickelt sich die Sehne an der tibialen Kante des — somit eingefiederten — Muskels von weiter proximal herab, während Poirier-Charpy (1901) und Testut-Latarjet (1928) den Muskel zweigefiedert abbilden. Die Plantarissehne wird als einfaches, langes, dünnes, schmales, plattes Band, manchmal auch als drehrunder Strang bezeichnet. Sie zieht zwischen den Mm. gastrocnemius und Soleus schräg nach tibial abwärts, ist dort in eine bindegewebige Verschiebe- oder Gleitschicht eingelagert und nimmt einzelne sehnige Fasern vom hinteren Schienbeinwinkel in der Mitte des Unterschenkels in ihren innern Rand auf (F. Theile). Braus-Elze (1954) vermerken, daß das Muskelfleisch schon früh in die dünne Sehne übergeht, weil es hier wegen der Reibung der mächtigen Nachbarn gegeneinander keinen Platz hat. Auf Querschnittsbildern des proximalen Unterschenkeldrittels findet die Plantarissehne sehr wenig Berücksichtigung und ist als kurzer Strich der Soleusober-

fläche oder der Gastrocnemiusunterfläche angelagert. Auf den Querschnittsbildern bei Chr. Aebly (1871), W. Braune (1875), Braus-Elze (1954), H. K. Corning (1949), H. Gray (1956), E. Pernkopf (1943), G. Sklabunos (1926) und J. Sobotta (1944) sowie auf den Flächenansichten bei Chr. Garnier et F. Villemain (1909) und J. Tanasescu (1908) liegt die Plantarissehne etwas unter dem Niveau der Soleusoberfläche. Auf den Querschnittsbildern von Joessel (1884), Schultze-Lubosch (1935) und Testut-Latarjet (1928) ist der runde Sehnenquerschnitt tiefer in die Soleusmuskulatur eingelassen. Es finden sich jedoch bei den genannten Autoren keine Hinweise für diese Art der Einlagerung.

Die meist kurzen und unterschiedlichen Angaben über die Funktion des *M. plantaris* beruhen neben seiner sicher überschätzten Inkonstanz vornehmlich auf der allgemeinen Geringschätzung dieses Muskels, „der einer der kraftlosesten Vertreter des Bewegungsapparates ist und kaum eine andere als morphologische Bedeutung beanspruchen kann“ (Chr. Aebly, 1871). J. Hyrtl (1878) nennt ihn einen „kraftlosen Hilfsmuskel“, während G. Joessel (1884) aus dem „häufigen Fehlen“ schließt, daß er „keine besondere Wichtigkeit habe“. Von den frühen Untersuchern zieht J. Winslow (1732, 1776) mehrere Funktionsmöglichkeiten des *M. plantaris* in Erwägung. Eine Unterstützung der Wirkung von Soleus und Gastrocnemius erscheint ihm infolge der Schwächigkeit des Plantaris sowie seines schrägen Verlaufes wegen gering. Eine besondere Aufgabe diskutiert J. Winslow als einziger aller Untersucher: „Si le soléaire n'étoit pas couvert des jumeaux, quelqu'un pourroit penser qu'il sert à sangler ce Muscle et à empêcher le trop grand gonflement, quoique la direction ni la délicatesse n'y répondent gueres.“ Die Hauptfunktion des *M. plantaris* sieht J. Winslow in der Verhütung einer Einklemmung von Kapselanteilen des Kniegelenks in der Nähe des Plantarisursprungs im Zusammenwirken mit benachbarten inserierenden Muskeln. Eine direkte Einwirkung dieses Muskels auf die Fußsohle lehnt J. Winslow ab. Für W. Gruber (1845) ist der *M. plantaris* — in einer ausführlicheren und lesenswerten Arbeit beschrieben — „vorzüglich Spanner der Kniegelenkkapsel; er ist nur in untergeordneter Weise Unterstützer der Funktion der *Mm. gastrocnemii* oder ein Spanner der angegebenen fibrösen Gebilde in anderen Teilen“. Beim Fehlen des Muskels findet W. Gruber ihn durch den *M. gastrocnemius externus* ersetzt. Nach J. Henle (1871) und G. Joessel

(1884) kann der Plantaris auch die Kapsel des Knöchelgelenks spannen. Außerdem sehen Braus-Elze (1954), C. Cuvier, A. F. de Fourcroy und A. Monro in der Plantarissehne einen Schutz für die Bursa tend. calcanei; diese Wirkung lehnen hingegen W. Gruber (1845), J. Henle (1871), H. v. Luschka (1865) und S. T. v. Sömmering (1841) entschieden ab. Frohse-Fränkell (1913) zufolge kommen bei seiner geringen Masse im wesentlichen „theoretische Erörterungen in Betracht“ dahingehend, daß er bei fixiertem Oberschenkel den M. triceps in seiner Plantarflexionswirkung unterstützt und gleichzeitig den Inhalt der Bursa calcanea nach hinten drängt; zum anderen soll er bei fixiertem Fuß als Beuger des Oberschenkels gegen den Unterschenkel wirken und — bei einem Ursprung von der Kniegelenkkapsel — diese nach hinten zurückbringen, um deren Inhalt, besonders dem hinteren Kreuzband, aktiv einen bequemen Raum zur Ausdehnung zu gestatten. F. Sieglbauer (1940) schreibt dem Muskelbauch eine Ergänzung des schwachen fibularen Gastrocnemiuskopfs sowie zusammen mit dem medialen Gastrocnemiuskopf die Übernahme der Führung des Gefäß-Nervenpaketes in der Kniekehle zu. Schultze-Lubosch (1935) sehen, „daß besonders die V. poplit. dem M. plantaris direkt anliegt, der also bei jeder Plantarflexion eine Massage der Vene bewirkt“. Nach W. Lubosch (1925/26) hat der Plantaris die Aufgabe, den Gefäßnervenkanal in der Kniekehle mit bilden zu helfen, bei Bewegungen im Kniegelenk als muskulöses Widerlager für die Gefäße zu wirken und möglicherweise für einen Kniekehlausaugmechanismus, der auf die Vene wirkt, verantwortlich zu sein. Lubosch hält es für lehrreich, sich einmal zu überlegen, daß hier einem sonst funktionell kaum beachteten Muskelanteil, wie es der Plantaris ist, eine nicht ganz unbedeutende Aufgabe zufällt. Auch W. Roux (1895) bringt Größe und Funktion des M. plantaris mit dessen Einbau und den Spannungsverhältnissen seiner Umgebung in Zusammenhang. „An Stellen, wo die Organe um den Raum kämpfen müssen, können weniger gebrauchte Organe nur in so einem Teil erhalten bleiben, als durch das geringe Maß an Funktion genügend zur Widerstandsfähigkeit gekräftigt wird, wie dies deutlich der rudimentär gewordene, aber tatkräftige rote Musculus plantaris der Wade des Menschen zeigt.“ E. Cords (1922) spricht in solchem Zusammenhang von einem „Kampf um den Insertionsplatz“; sie meint, daß nur solche Muskeln oder Muskelteile erhalten bleiben, welche ihr Träger einzeln nicht zu kontrahieren imstande ist. Neuere Untersuchungen

über die Verhältnisse des *M. plantaris* mit Befunden und Deutungen fehlen.

Die Ursprungsfläche des menschlichen Soleus ist ausgedehnter, als es bei Betrachtung des unpräparierten Muskels den Anschein hat; dies trifft besonders für den entwicklungsgeschichtlich jüngeren tibialen Anteil zu. Den proximalen Abschnitt des Muskels unterteilt man, seinen Ursprüngen entsprechend, in einen tibialen und einen fibularen Kopf. Beide sind miteinander verbunden und stellen eine oberflächlich ungeteilte Muskelmasse dar, an der sich jedoch zur Tiefe hin zwei Schichten unterscheiden lassen. Eine kurze, klare Beschreibung des verwickelten Soleusaufbaus findet man bereits bei J. Henle (1871). Nicht selten sind Varietäten an diesem Muskel, deren Ursachen mit seinem komplizierten Aufbau im Zusammenhang stehen. Dabei gestattet die Variabilität des inneren Baues des Schollenmuskels eine Ableitung der akzessorischen Köpfe von normalen Bautypen (A. Faller, 1942). Weit über die Hand- und Lehrbuchdarstellungen hinausgehend, untersuchen H. Frey (1913) und T. Uweda (1926) den Aufbau des Schollenmuskels. H. Frey konnte nachweisen, daß die enorm fortschreitende Spezialisierung im Aufbau des Muskels Hand in Hand geht mit der Entwicklung des aufrechten Ganges. T. Uweda unterscheidet am menschlichen Soleus die Ursprungssehne — eine schräg gestellte, hufeisenförmig gestaltete und mit zwei Fortsätzen versehene Sehnenplatte — von der im Querschnitt T-förmigen Ansatzsehne. Die teils flächen-, teils streifenartige Ursprungssehne liegt innerhalb der Muskelmasse; nach ventral entspringt von ihr der doppelt gefiederte Muskelteil des Soleus. Von der dorsalen Seite der Ursprungssehne gehen Muskelfasern aus, die schräg nach hinten und abwärts verlaufen; sie befestigen sich an der ventralen Fläche der rückwärts gelegenen Ansatzsehnenplatte. Nach T. Uweda besteht der Sehnenbogen zwischen beiden Ursprungsanteilen aus Sehnenfasern, die bogenförmig vom Wadenbeinköpfchen in den medialen Zipfel der Ursprungssehnenplatte ausstrahlen. L. Drünens (1926) Untersuchungen über den Aufbau des Schollenmuskels kommen zu ähnlichen Ergebnissen.

Sehnenbögen als typische Einrichtungen, um einerseits die Kontinuität der Muskelfaserursprünge zu erhalten, andererseits aber den Durchtritt von Weichteilen zu gestatten, sind allbekannt. Allgemeine Gesetzmäßigkeiten in Bau, Form und Funktion solcher Bögen sah J. Henle (1858). Die Entwicklung und ihre speziellen Einbauverhältnisse untersucht Z. Zeren (1939, 1957). Die Mehrzahl

der Lehrbuchautoren nennt den Arcus m. solei einen bandartigen, bogenförmigen Sehnenstreifen, der dem M. soleus als Ursprung zum Überbrücken der tiefen Beugerloge dient. Dieser Sehnenstreifen spannt sich vom proximalen Ende der Fibula zur Linea poplitea tibiae aus, die als Muskelapophyse Popliteus- und Soleusursprung voneinander scheidet (F. Sieglbauer, 1940). E. Pernkopf (1943) nennt den distalen Ausgang des Spatium interfasciale popliteum, der von dem sehnigen Ursprungsbogen des Soleus überbrückt wird, den Hiatus popliteus; dieser führt in einen kurzen Kanal (Canalis popliteus) zwischen dem M. soleus und den tiefen Unterschenkelbeugern. A. Benninghoff (1944) spricht von einer Muskelarkade, die einen sehnigen Rand besitzt und den Durchlaß für die tiefen Blutgefäße und Nerven freigibt. Braus-Elze (1954) bezeichnen die dicke, auf der Unterseite immer aponeurotisch verfestigte Muskelmasse, welche den Zwischenraum zwischen Tibia und Fibula überbrückt, als Arcus solei. Nach Lanz-Wachsmuth (1938) wiederholt der M. soleus mit seiner Schräglinie den schrägen Zug des M. popliteus; die Ursprungslinie überbrückt dabei das Spatium interosseum mit einem Sehnenbogen. Frohse-Fränkell (1913) bemerken, daß meistens von einem Arcus tendineus (m. solei) gesprochen wird; nach ihren Befunden ist jedoch die äußerlich sichtbare sehnige Portion fast gleich Null und die Umrahmung einfach muskulös. F. Sieglbauer (1940) weist darauf hin, daß der überbrückende Muskelteil mit seinem derben Sehnenpiegel einen Bogen formt, der den Gefäß-Nerven-Weg offenhält und dadurch ein den distalen Ausgang der Kniekehle darstellendes Tor zwischen Popliteus und Soleus bildet. Nach G. Joessel (1884) kommt der Bogenbildung eine dynamische Bedeutung zu: Zieht sich der M. soleus zusammen, so entfernt sich der Bogen von den Gefäßen, erweitert die Öffnung, durch welche die Gefäße hindurchtreten, und erleichtert somit die Blutzirkulation. G. Töndury (1951) sieht in dem Arcus tend. m. solei eine Bildung der Fascia surae prof. Während sich nach G. Broesike (1926) dieses tiefe Blatt an der hinteren Fläche des M. popliteus fortsetzt, finden H. Gray (1956) und F. Sieglbauer (1940) eine Verschmelzung des tiefen Blatts mit der Soleusaponeurose. E. Pernkopf (1943) weist einerseits auf ein tiefes Blatt der Fascia poplitea hin, das den M. popliteus überkleidet und — entsprechend dem Ursprung des M. soleus am Arcus tend. dieses Muskels — mit der tiefen Fascie der Beugemuskulatur des Unterschenkels zusammenhängt; andererseits soll aber nach demselben

Autor das tiefe Blatt der Unterschenkelfascie proximal am Ursprung des *M. soleus* separat ansetzen und infolge des sehnigen Ursprungs dieses Muskels nicht kontinuierlich in die tiefe Fascie der Kniekehle, in die Fascie des *M. popl.*, übergehen. W. Gruber (1878a) wendet der Fascia cruris sowie dem Soleusbogen (1878b) seine besondere Aufmerksamkeit zu. Nach seinen Untersuchungen ist das tiefe Blatt der Fascia cruris im Bereich des *M. tib. post.* in zwei Lamellen gespalten, von denen die eine vor den Gefäßen und Nerven, also direkt auf dem genannten Muskel liegt, während die hintere Lamelle straff über Gefäße und Nerven ausgespannt ist. Die vordere Lamelle soll proximal Verbindungen mit der Fascia poplitea und dem Lig. interosseum eingehen, während das hintere Blatt oben den Charakter einer fibrösen Membran verliert. W. Gruber unterscheidet im Sehnengerüst des Soleusbogens zwei Grundformen, die sich an 100 von ihm untersuchten Fällen zahlenmäßig wie 1:1 verhalten. Bei der ersten Form entspricht der Sehnenbogen einer nach rückwärts gekrümmten, schräg einwärts verlaufenden Linie, die vom Wadenbeinköpfchen zur unteren Randportion des Popliteus und zum unteren Abschnitt der Linea poplitea absteigt. Bei der zweiten Form — einem elliptischen Ring nicht unähnlich — verbindet sich mit dem bereits genannten Bogenteil eine tiefe Zacke, die in Form eines Sehnenstreifens vom Wadenbeinköpfchen herab an der unteren Kante des *M. popliteus* schräg nach abwärts und innen verläuft. Dabei liegt dieser Streifen vor dem Gefäß-Nerven-Bündel und verbindet sich tibial mit dem tibialen Ursprungsteil des Soleus. Diese sogenannte tiefe Zacke des Tibialhorns geht auch Verbindungen mit dem *M. popliteus* und seiner Fascie ein. Beide Formen des Sehnenbogens mit ihren Befestigungen können zur Verhinderung des Drucks auf die Vasa poplitea sowie den Nerven eine Rolle spielen. In seltenen Fällen findet W. Gruber (1878b) außerdem ungewöhnliche Spannmuskeln des Sehnenbogens. H. Frey (1913) hat eine derartige strukturelle Anordnung weder als Ring, noch als Teil eines solchen, sondern nur als wohldifferenzierten Sehnenbogen ansprechen können. Einzig bei E. Pernkopf (1943) findet man auf einer Atlastafel (Bd. II, Nr. 125) einen breiteren, sehnigen Streifen, der mit dem tibialen Soleusursprung in unmittelbarem Zusammenhang steht. Der Streifen ist in tiefer Schicht an der ganzen Linea poplitea entlang bis zum Wadenbeinköpfchen hin befestigt und mit der Bezeichnung „*M. soleus* u. *Arcus tend. m. solei*“ versehen. Dieser Streifen könnte dem vorderen Segment W. Grubers ent-

sprechen. E. Pernkopf bemerkt nirgendwo Genaueres über diese Bildung.

Material und Technik

Für die eingehenderen präparatorischen Untersuchungen standen 15 frische und 15 fixierte untere Extremitäten — beides von Erwachsenen — zur Verfügung. Die Fixierung wurde durch intravasale Injektionen von Formol-Karbol-Wasser vorgenommen. Die Untersuchung auch an frischen Präparaten erwies sich als wünschenswert, um die Einwirkungen des Fixierungsmittels auf die Spannungszustände auszuschließen. Zusätzlich wurden die erhobenen Befunde an dem Material von 4 Präparierkursen nachgeprüft.

Nach Präparation von Haut, Subkutanschicht und Fascie wurden der *M. gastrocnemius* und die seitlichen Partien des *M. soleus* dargestellt, danach der fibulare Kopf des *Gastrocnemius* von seiner Oberfläche her durch einen Querschnitt anpräpariert und an seiner sehnigen Unterfläche nach proximal und distal derart gelöst, daß die Bindegewebsschicht unter dem Muskel erhalten blieb. Dasselbe geschah mit dem tibialen *Gastrocnemius*kopf. Später wurden die Stumpfen abgesetzt. Nach vorsichtiger Entfernung des *M. plantaris* mit seinen Bindegewebsschichten wurde der *M. soleus* von seinem fibularen Ursprung nahe am Knochen in ganzer Ausdehnung gelöst, nach tibial gezogen und die Gefäße in ihrer Soleusschlinge präparatorisch verfolgt. In einigen Fällen geschah die Lösung des *Soleus* von tibial her. Zuletzt wurde der *M. popliteus* präpariert, gelöst und gekürzt. Die Darstellung des Bindegewebsgerüsts vom *Soleus*bogen wird weiter unten beschrieben.

Beschreibung der Befunde

Der *M. plantaris*

An den untersuchten Präparaten entspringt der *Plantaris* vom distalen Ende des *Labium fib. crist. fem.* und vom hinteren, oberen Umfang des *Condyl. fib. fem.* Der hier oberflächlicher liegende Muskel steht in Nähe des hinteren fibularen Kniegelenkspalts in enger Beziehung zur Gelenkkapsel und deren Verstärkungen; weiter distal bedeckt ihn der fibulare *Gastrocnemius*kopf von außen. Der Muskelbauch zieht schräg nach tibial-distal; er verläuft zwischen dem tiefen Gefäß-Nerven-Strang und den oberflächlicher liegenden *Rr. surales*, dem *N. suralis* und der *V. saphena parva*. Dabei überkreuzt der Muskel das tiefe Leitungsbündel, während die oberfläch-

licher gelegenen Zweige den Muskel spitzwinklig überschneiden. Diese beiden Überkreuzungen kommen durch die mehr gerade Verlaufsrichtung der tiefen und oberflächlichen Gefäße und Nerven und den schrägen Verlauf des *M. plantaris* zustande; sie liegen in unmittelbarer Nähe der Soleusarkade. Die Plantarissehne entsteht bei allen Präparaten an der tib. Kante des Muskels und wird nach distal zunehmend stärker. Der Plantaris ist somit ein einfach gefiederter Muskel. Eine Doppelfiederung, wie sie Poirier-Charpy (1901) u. a. abbilden, zeigt sich in keinem Falle. Das distale Ende des Muskelbauchs liegt an der Überkreuzungsstelle des Plantaris mit dem tiefen Leitungsbündel, dicht oberhalb der Soleusarkade und nicht, wie auf zahlreichen Lehrbuchabbildungen, weiter tibial davon.

Die Sehne ist in der Mehrzahl der Fälle ein 1 bis 4 mm breites, sehr flaches Band oder - weniger häufig - ein drehrunder Strang von 1 bis $1\frac{1}{2}$ mm Durchmesser. Sie liegt, von Bindegewebe umgeben, in einer Rinne, welche in die Muskeoberfläche des Soleus eingegraben ist. Dieser Sulcus beginnt über dem Mittelteil der Soleusarkade und zieht mit der Sehne nach tibial und distal. Er ist tiefer oder flacher ausmodelliert und im proximalen Drittel der Soleusmuskulatur besonders deutlich (Abb. 1). Bei oberflächlicher Betrachtung kann diese Furchenbildung als Kunstprodukt, als eine durch die Fixierung entstandene Schrumpfungsfurche o. ä. angesehen werden, wie sie am Soleus nicht selten ist. Allein sie fällt bei genauer Präparation immer wieder auf. Gestützt wird dieser Befund durch die Untersuchungen an frischem starrem und aus der Starre gelöstem Leichenmaterial. An allen diesen Frischpräparaten wird der Sulcus mit der darin liegenden Sehne deutlich. Bemerkenswert scheint die Tatsache, daß sich die Rinne an den Frischpräparaten etwa 15 min nach Lösung der Sehne an ihrem distalen Ende mehr und mehr nivelliert.

Am unteren Ende der Achillessehne ruht die Plantarissehne in dem bereits von J. Henle beschriebenen Falz; dieser wird durch die nicht miteinander verschmolzenen tibialen Ränder des Gastrocnemius- und Soleusanteils der Achillessehne gebildet. Seine Tiefe und Breite steht mit der Länge des Unterschenkels im Zusammenhang. Bei kurzen Unterschenkeln ist der Falz breiter und tiefer, bei langen Unterschenkeln ist er eine flache, fast gar nicht ausmodellierte Rille. Die Insertionsstelle der Plantarissehne liegt bei dem untersuchten Material an der tibialen Seite der Achillessehne oder tibial an

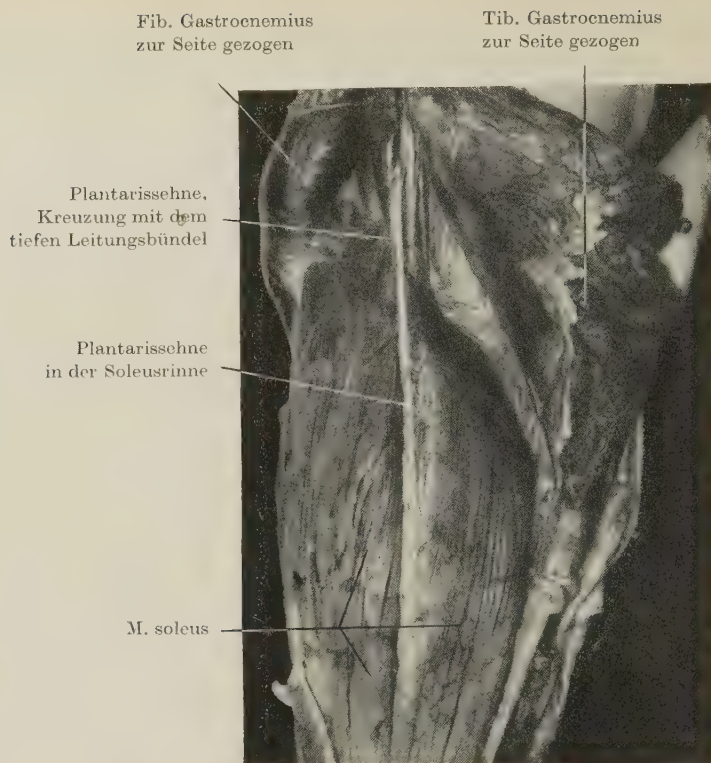


Abb. 1a. Die Plantarissehne in situ. Li. Unterschenkel; unfixiertes Material

deren Vorderfläche. In einzelnen Fällen erreicht die Sehne die Calcaneusoberfläche oder liegt in dem praetendinealen Fettgewebskeil.

Das zwischen dem Gastrocnemius und Soleus liegende Bindegewebsblatt — von dem auch E. Pernkopf (1943) berichtet — läßt sich ohne besondere Schwierigkeiten als zusammenhängende Gewebslage präparieren. Diese Schicht hängt seitlich mit dem Knochenrahmen und dort jederseits mit der Oberflächenfascie zusammen. Das Blatt ist an vorliegenden Präparaten zwischen den Muskeln stärker mit der Unterfläche des Gastrocnemius als mit der Oberfläche des Soleus verbunden. Distal und im Bereich der Unterschenkelmitte ist die Plantarissehne in dieses Blatt eingewebt. In halber Höhe des Unterschenkels — besonders tibial — verbinden zusätzlich mehrere glänzende, straffe Sehnenfasern die Kanten der Sehne mit diesem Bindegewebsblatt. Proximal wird auch der Muskelbauch des Plantaris von dem genannten Blatt umhüllt. Die Bindegewebschicht ist im Bereich des Soleusbogens straffzügig als frontal

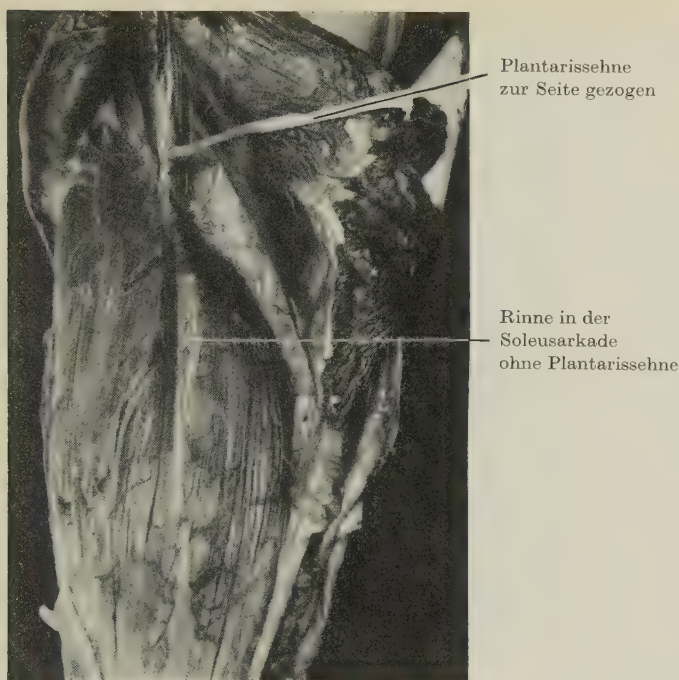


Abb. 1b. Oberfläche des M. soleus ohne Plantarissehne.

Dasselbe Präparat wie bei 1a. Die Sehne wurde distal gelöst, präpariert und zur Seite gehoben

gestelltes Blatt ausgespannt. An dieser Platte sind auch die oberflächlichen, den Plantaris überschneidenden Gefäß- und Nervenzweige fixiert. Unter (vor) dem Plantaris steht das genannte Blatt mit der Gefäßscheide des tiefen Leitungsbündels in Verbindung, während es proximal oberflächlich am Bindegewebsgerüst des Fettgewebkörpers im Kniekehlenraum befestigt ist. Mit dem M. soleus und seiner Fascie hängt diese Schicht nur mehr lose zusammen.

Der Arcus tendineus m. solei

Die Muskelfasern des Soleus entspringen fibular von der Linea tib. fibulae und von einem derben Sehnenstreifen. Dieser Streifen ist am Köpfchen, am Hals sowie an der prox. Schafthälfte der Fibula befestigt und reicht als fibulare Ursprungssehne etwa 10 bis 12 cm weit nach distal. Tibial entspringt der Soleus ebenfalls von einem Sehnenblatt, das mit der ganzen Linea poplitea sowie dem Margo tib. tibiae in Verbindung steht und sich weiter als die fibulare Ursprungssehne nach distal erstreckt; dieses Sehnenblatt ist die



Abb. 2. Ursprungslinie des M. soleus. Path. Ursprungssehnenverkalkung. Im ganzen Verlauf der Lin. poplit. zieht vornehmlich der M. soleus die Kalkleiste nach distal aus

tibiale Ursprungssehne des M. soleus. (Abb. 2). Die proximalen Teile dieser Sehnen sind unterhalb des Soleusbogens miteinander verbunden und bilden dort eine aponeurotische, frontal gestellte Zwischenplatte. (Beide Ursprungssehnen sollen hier der Einfachheit halber als die fibulare und die tibiale Sehne bezeichnet werden.) Die fibulare und die tibiale Sehne werden in ganzer Ausdehnung auf ihrer Vorder- und Rückseite von Muskulatur bedeckt und sind nur an der Vorder-(Unter-)fläche des Soleus als schmale Streifen sichtbar. Die an den Sehnenvorderflächen entspringenden Muskelfasern inserieren an einer schmalen Ansatzsehne; diese ist von beiden Ursprungssehnen unabhängig und liegt als langes, sagittal gestelltes Sehnenblatt zwischen ihnen. Dadurch entsteht in diesem mehr vorn gelegenen Muskelabschnitt eine Doppelfiederung. Die beiden seitlich der fibularen und tibialen Sehne gelegenen, einfach gefiederten Muskelteile entspringen distal hauptsächlich von der Tibia und Fibula. Ihre Fasern verlaufen schräg nach hinten abwärts und inserieren an der breiten, die Ober-(Rück-)fläche des M. soleus bildenden Ansatzsehnenplatte. Alle diese Muskelteile (zwei seitliche einfach

gefederte und ein mittlerer doppelt gefiederter) machen die vordere (tiefe) Schicht des *M. soleus* aus. Die oberflächlichen, kurzfasrigen Muskellagen entspringen von der frontal gestellten, aponeurotischen Zwischenplatte, die prox. von der fibularen und tibialen Sehne gebildet wird, sowie von den Rückflächen beider Sehnenstreifen. Die kurzen Muskelfasern dieses Teils bilden die stärkere oberflächliche Schicht des *M. soleus*. Sie verlaufen unter einem bestimmten Winkel nach distal und inserieren an der ausgedehnten Ansatzsehnenplatte, die als zarte Aponeurose die ganze Rückfläche des Muskels bedeckt; ausgenommen davon sind seine seitlichen und proximalen Ränder. Diese Ansatzsehnenplatte vereinigt sich distal mit den Sehnen des *Gastrocnemius* unter Bildung der Achillessehne. Die schmale, mehr in der Tiefe gelegene Ansatzsehne des doppelt gefiederten Muskelteils ist mit der Vorderfläche dieser oberflächlichen Ansatzsehnenplatte verbunden; dadurch erhält sie einen T-förmigen Querschnitt. Infolge der geringen Stärke dieses verhältnismäßig langfasrigen Sehnenblatts scheinen die Muskelfasern des *Soleus* undeutlich hindurch. So entsteht auf der Rückseite des *M. soleus* das bekannte Bild eines scheinbar parallelen Verlaufs längerer Muskelfasern mit einer glatten sehnigen Bedeckung; während die Unterseite eine mittlere Doppelfiederung und zwei seitliche einfach gefiederte Muskelanteile aufweist.

Die topographische Grenze bzw. der Übergang vom Kniekehlenraum zu dem des Unterschenkels ist für das Gefäß-Nerven-Bündel die *Linea poplitea* mit dem schräg gestellten plattovalen Schlitz des *Soleusbogens*. Das Leitungsbündel liegt an seiner Vorderfläche den *Mm. popliteus* und *tib. post.* auf und wird rückwärts durch die *Mm. gastrocnemius*, *plantaris* und *soleus* sowie durch das sehr dünne, tiefe Blatt der *Fascia crur.* bedeckt. Der Schlitz des *Soleusbogens* wird von je einem Teil der fibularen und der tibialen Sehne gebildet; er liegt zwischen ihren Ursprüngen und besitzt eine tibiale und eine fibulare Ecke. Die aus der Verbindung beider Sehnen gebildete Zwischenplatte schließt sich weiter distal an. Ein klares Bild dieser Bindegewebsverhältnisse entsteht, wenn man die Muskelfasern des *Soleus* von ihren Ursprungssehnen abpräpariert oder an gering mazeriertem Material vorsichtig abschabt und dabei alle sehnigen Teile schont. Nach diesem Vorgehen ergibt sich an den untersuchten Präparaten folgendes Bild: Die fibulare Sehne ist an der Rückfläche von Wadenbeinköpfchen und -hals sowie an der proximalen Hälfte des *Corp. fibulae* (*Facies post.*) befestigt. Ihr

äußerer Anteil ist stärker und länger; die Fasern dieses Teils verlaufen über der Facies post. bis zu deren äußerer Kante gerade vertikal nach distal herab (sog. Kantenteil der fibularen Sehne), während die proximalen, vom Wadenbeinköpfchen entspringenden und am weitesten tibial gelegenen Faserbündel schräg nach tibial-distal herüberziehen (sog. Bogenteil der fibularen Sehne) (Abb. 5). Die Befestigung der tibialen Sehne verläuft vom Collum fibulae — den Zwischenknochenraum überspringend — über die ganze Linea poplitea herab zum Margo tib. tibiae. Der am weitesten fibular gelegene Teil dieser tibialen Sehne ist im Zwischenknochenraum und an der sich anschließenden fibularen Hälfte der Lin. popl. befestigt (sog. tiefer Bogenteil der tibialen Sehne) (Abb. 3). Er

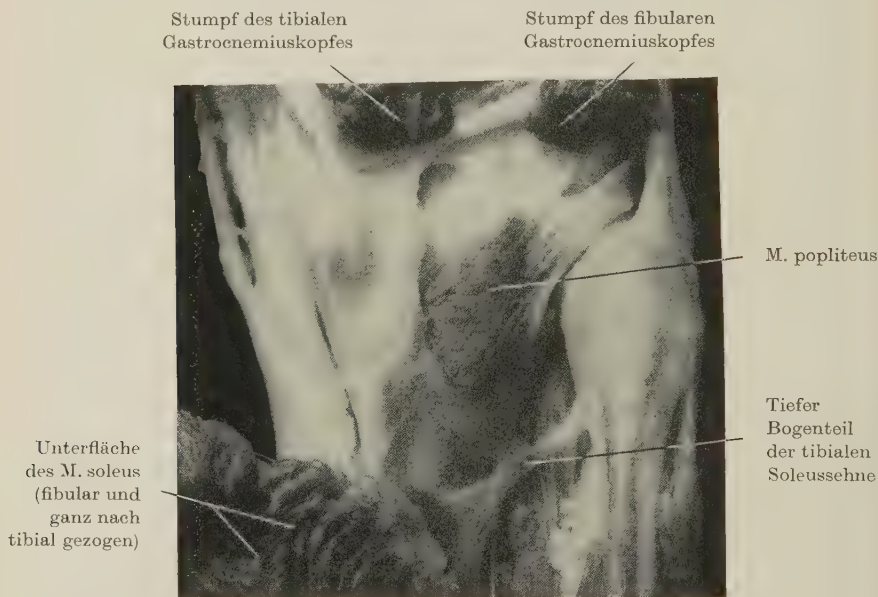


Abb. 3. Tiefer Bogenteil der tibialen Soleussehne. Re. Unterschenkel (unfixiertes Material). Der M. soleus ist an seinem fibularen Ursprung (im Bilde rechts) gelöst und vollständig nach tibial umgeklappt

besitzt die Form eines platten Sehnenstrangs und überdacht die Öffnung für die Vasa tib. ant. Die proximale Kante dieses etwa 1 bis 3 mm breiten Sehnenstrangs ist mit der Muskeleigenfaszie des M. popliteus verbunden, während seine distale Kante mit den Ursprüngen des M. tib. post. zusammenhängt. Die Kanten des

Strangs werden durch diese Verbindungen nach proximal und distal ausgezogen; so kommt ein T-förmiger Querschnitt zustande. Beide ausgezogenen Kanten und ihre Verbindungen bilden mit dem Sehnenstrang und der knöchernen Unterlage (prox. das Planum popliteum, dist. die Facies post. tib.) nach proximal und distal, entlang der Linea poplitea, je eine osteofibröse Rinne. Die deutlicher ausmodellerte proximale Rinne umfaßt den distalen Rand des *M. popliteus* und dient seinen fibularen Anteilen als Befestigungs- und Halteschiene. In der distalen Rinne liegen die proximalen Fasern des *M. tib. post.* Der genannte strangartige, tiefe Bogenteil der tibialen Sehne verläuft in Richtung der Linea poplitea nach tibial und distal. Weiter tibial entspringt die tibiale Sehne als etwa 8 bis 10 mm breites Sehnenband von der tibialen Hälfte der Linea poplitea und von der Facies post. tibiae bis zum Margo tib. tibiae. Die an der Linea befestigten Fasern verlaufen schräg nach fibular und distal (sog. oberflächlicher Bogenteil der tibialen Sehne), während die an der Facies post. tib. befestigten Fasern mehr gerade, vertikal nach distal herabziehen (sog. Kantenteil der tibialen Sehne) (Abb. 5). An der tibialen Hälfte der Linea popl. inseriert der breite, von proximal herabreichende, mittlere Sehnenzipfel des *M. semimembranaceus* (die von manchen Autoren sog. Fascia poplitea). Dieser Sehnenzipfel steht mit der tibialen Sehne des Soleus im Zusammenhang. Beide setzen zusammen mit dem Planum popl. die oben erwähnte proximale Rinnenbildung tibialwärts fort und bilden die Rückfläche des bekannten osteo-fibrösen Spaltraums für den *M. popliteus*. Distal reichen die Ursprünge des *M. tib. post.* bis an diesen Teil der Linea popl. heran.

Der schräg nach auswärts verlaufende oberflächliche Bogenteil der tibialen Sehne trifft mit dem vom Wadenbeinköpfchen entspringenden, schräg nach innen herabziehenden Bogenteil der fibularen Sehne etwa am Halbierungspunkt der Linea popl. spitzwinklig zusammen. Beide Züge sind hier in besonderer Weise miteinander verbunden, und ihre Webstelle bildet die tibiale Schlitz-ecke des Soleusbogens. An dem spitzwinkligen Zusammenfluß beider Sehnenteile spannen sich Verbindungszüge bogenförmig von einem Sehnenteil zum anderen, kleiden die tibiale Ecke aus und runden sie ab (Abb. 4). Da sich der fibulare Bogenteil etwa am Halbierungspunkt der Linea popl. mit dem oberflächlichen tibialen Bogenteil verbindet, liegt der strangförmige, tiefe tibiale Bogenteil lateral (fibular) von dem Verbindungspunkt, also vor dem Soleusschlitz,

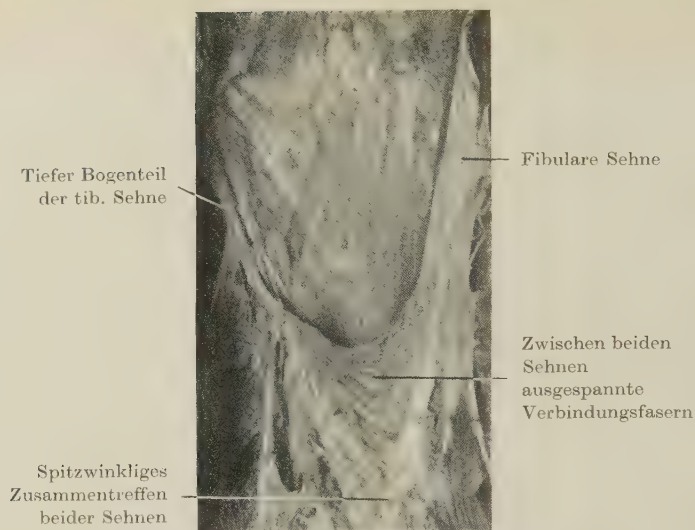


Abb. 4. Spitzwinklige Vereinigung der tibialen und fibularen Soleussehne. Bogenförmige Verbindungszüge zwischen beiden Sehnen. Der M. soleus (fixiertes Material) wurde fibular gelöst und ganz nach tibial umgeklappt (im Bilde rechts)

und umrandet ihn von vorn. Dadurch wird die Schlitzbildung in folgender Weise begrenzt: Die fibulare Ecke liegt am Collum fibulae, die hintere Umrandung bildet der rückwärts gelegene, am Wadenbeinköpfchen befestigte fibulare Bogenteil, die tibiale Ecke liegt an der Verbindungsstelle beider Bogenteile, und die vordere (tiefe) Umrandung ist der strangartige, tiefe tibiale Bogenteil, der von der tibialen Ecke bis zum unteren Rand des Capitulum fibulae reicht (Abb. 5 u. 6). Da Hals und Köpfchen des Wadenbeins die Linea popl. beträchtlich weit nach rückwärts überragen, besteht zwischen der fibularen und der tibialen Sehne eine Niveaudifferenz, die durch eine besondere Bildung ausgeglichen wird: Die innere Kante des absteigenden fibularen Bogenteils ist in etwa 4 mm Breite kragenartig hochgeschlagen. Dies Faserbündel zieht anfänglich wie der zugehörige Bogenteil schräg nach tibial und distal herab, verläuft jedoch dann nahezu horizontal bogenförmig um die tibiale Schlitzecke herum und strahlt in den strangförmigen tiefen tibialen Bogenteil ein. Diese hochgeschlagene Kante bildet die am weitesten nach proximal heraufreichende, hintere sehnige Umrandung des Schlitzes. Das Bindegewebsgerüst des Soleusschlitzes besitzt somit

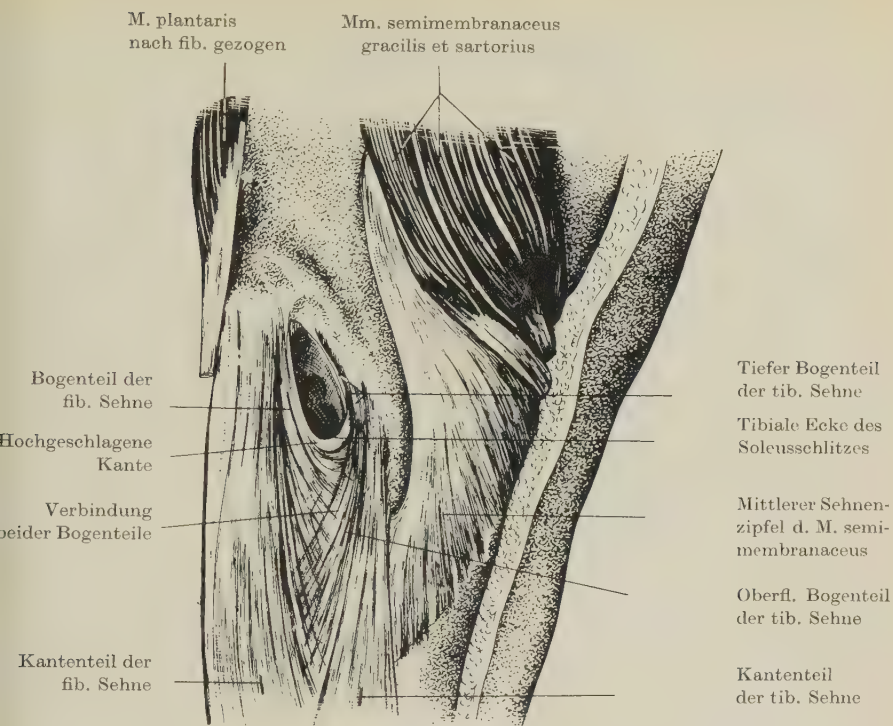


Abb. 5. Bindegewebsgerüst des Soleusbogens von tibial her betrachtet (schematisiert)

die Form einer schräg gestellten, sehnigen Schlinge, deren absteigenden hinteren Zügel der fibuläre Bogenteil mit seinem kragenartig hochgeschlagenen Rand und deren aufsteigenden vorderen Zügel der tiefe tibiale Bogenteil bildet (Abb. 5 u. 6). Die tibiale Ecke besteht überwiegend aus Fasern des tibialen Bogenteils. Diese Sehnenschlinge wird an der fibulären Hälfte der Linea popl., am Collum bzw. Caputulum fibulae und an der spitzwinkligen Webstelle der tibialen Ecke besonders fixiert.

Das tiefe Blatt der Fascia cruris bedeckt in diesem Bereich die prox. Teile des *M. tib. post.* und kleidet weiter distal die Nerven- und Gefäßkanäle aus; es ist sehr dünn und präparatorisch von der Muskeleigenfascie ebenso schwierig zu trennen wie von den Gefäßscheiden. Auch die Verbindung dieses Blatts mit dem tiefen vorderen Zügel (tiefer tibialer Bogenteil) der Soleusschlinge ist von dem der sehnigen Ursprünge des *M. tib. post.* schwer zu lösen.

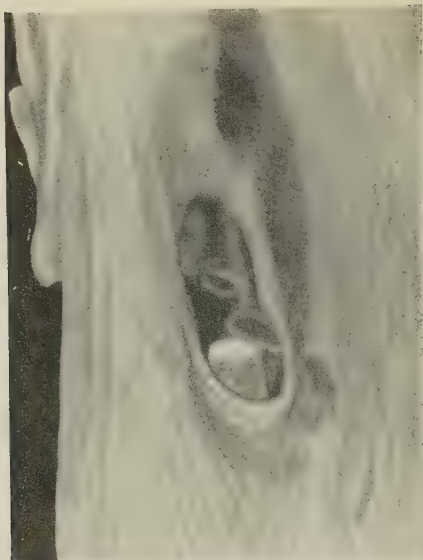


Abb. 6a. Die sehnige Soleusschlinge von tibial betrachtet (Paraffinpräparat)

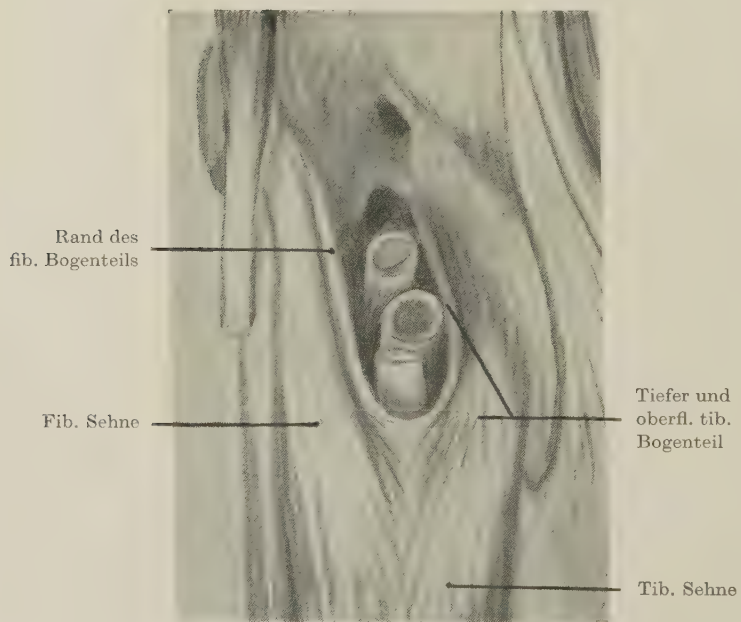


Abb. 6b. Schematische Skizze zu Abb. 6a

Das Sehnengerüst des Soleus wird von den dicht liegenden Muskelfasern vollkommen verdeckt. Um den Soleusbogen entspringen die Fasern der oberflächlichen Muskelschicht von der fibularen Sehne mit ihrem hochgeschlagenen Rand, vom oberflächlichen Bogenteil und vom Kantenteil der tibialen Sehne in ihrer Gesamtheit; vom tiefen tibialen Bogenteil jedoch nur im Bereich der tibialen Ecke. Diese wird also von Muskelfasern geformt, die sowohl am tibialen Bogenteil als auch am kragenartig hochgeschlagenen Rand des fibularen Bogenteils ihren Ursprung finden.

Im Kniekehlenraum sind die Gefäße und der Nerv des Leitungsbündels am Fettgewebkörper beweglich verankert. Im Soleusschlitz verläuft die Arterie am weitesten fibular. Die in der abgerundeten tibialen Ecke der Sehnenschlinge eingelagerte Vene wird von dem hochgeschlagenen Rand des fibularen Bogenteils manschettenartig von tibial her umfaßt. Der Nerv bedeckt die Vene oder liegt fibular von ihr (Abb. 6). Das Gefäß-Nerven-Bündel ist an dem hinteren (oberflächlichen) Teil des Soleusschlitzes dem fibularen Bogenteil - locker befestigt. In der tibialen Ecke und an der vorderen (tiefen) Umrandung des Schlitzes verbinden kurze, straffere Züge die Scheide des Leitungsbündels mit dem tibialen Bogenteil, den prox. Ursprungssehnen des M. tib. post. und der sich nach prox., jenseits des Bogens, anschließenden Muskeleigenfascie des Popliteus.

Der Soleusschlitz wird von den beiden Köpfen des M. gastrocnemius bedeckt. Der fibulare Kopf dieses Muskels ist prox. flach und abgeplattet. Der tibiale Kopf bildet keine flache, in einer Ebene verlaufende Muskelplatte, sondern ist in seiner oberen Hälfte flächengekrümmt und in sich abgewinkelt. Dadurch entstehen ein tibial schmalerer, verdickter, sagittal ausgerichteter Muskelteil und ein breiterer, fibularer, mehr frontal gelegener Teil. Bei kräftigen Individuen ist der tibiale Rand dieses Kopfs stark gewulstet oder (auf dem Querschnitt) hakenförmig zur Unterfläche abgebogen (Abb. 7). Der tibiale Kopf liegt verschieblich auf dem M. popl. und seiner sehnigen Bedeckung dem Tibialrand des M. soleus eng an. Der distale Teil des tibialen Gastrocnemiuskopfs breitet sich über dem M. plantaris und dem M. soleus aus. Eine derartige, auf dem Querschnitt winklige oder hakenförmige Abknickung am tibialen Gastrocnemiuskopf findet man auf vielen Querschnittsbildern, so u. a. bei Chr. Aeby (1871), W. Braune (1875), Braus-Elze (1954),

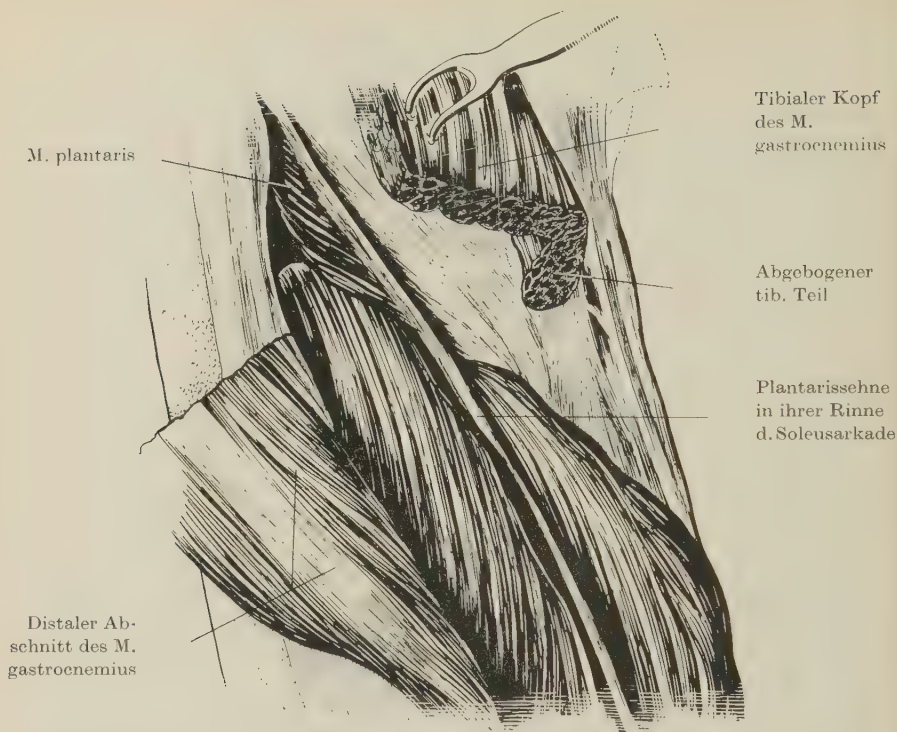


Abb. 7. Die Plantarissehne in ihrer Rinne der Soleusarkade und der tibiale Gastrocnemiuskopf. Li. Unterschenkel. Der M. gastrocnemius ist in Höhe der Soleusarkade durch einen Querschnitt zerlegt worden. Sein distaler Abschnitt ist nach fibular geklappt. Der proximale Teil des tibialen Kopfes (durch einen Haken zur Seite gehalten) läßt deutlich seine beiden Anteile erkennen

J. Deaver (1903), H. Gray (1956), Lanz-Wachsmuth (1938), H. Morris (1953), E. Pernkopf (1943), N. Pirogoff (1859), Poirier-Charpy (1901), Schultze-Lubosch (1935), J. Sobotta (1944) und Testut-Latarjet (1928). Eine Beschreibung oder funktionelle Deutung dieses Befunds wird nirgends erwähnt.

Proximal - etwa hinter dem tibialen Femurkondylus - liegen die Sehne des M. semimembranaceus und der tibiale Gastrocnemiuskopf einander sehr dicht benachbart. Sie werden durch die Oberflächenfascie eng zusammengehalten und schleifen bei Bewegungen aufeinander. So besitzt die innere Kante dieses Gastrocnemiuskopfs eine sehnig vertiefte Rinne, in der die Semimembranaceusehne verläuft.

Erörterung der Befunde

Der komplizierte innere Aufbau des *M. soleus* mit seiner tibialen und fibularen Ursprungssehne sowie der oberflächlichen, im Querschnitt T-förmigen Ansatzsehnenplatte und den beiden Hauptschichten seiner Muskelfasern, stimmt an den untersuchten Präparaten mit den Angaben von H. Frey (1913), T. Uweda (1926) und L. Drüner (1926) grundsätzlich überein. Eine genauere makroskopische Analyse des Soleusbogens fehlt bei vorgenannten Autoren.

Der Befund stimmt im einzelnen mit dem W. Grubers (1878b) und einer Abbildung bei E. Pernkopf (1943) überein. Die Präparate lassen ein Bindegewebsgerüst des Bogens erkennen, das von beiden Ursprungssehnern des Soleus gebildet wird. Der Aufbau des Bogens und die Anordnung der Sehnenbündel sind makroskopisch faßbar und an den verschiedenen Präparaten eindeutig miteinander vergleichbar. Der Soleusbogen ist eine konstante und typisch gebaute Bildung im Sinne Z. Zerens (1939, 1957). Er besitzt die Form eines schräg gestellten, längsovalen Schlitzes mit einer fibularen und einer abgerundeten tibialen Ecke. Die hintere Umrandung des Schlitzes wird von der fibularen Soleussehne, seine vordere, tiefe Umrandung von der tibialen Sehne des Soleus gebildet. Anteile beider Sehnen laufen an der tibialen Schlitzecke spitzwinklig zusammen und sind dort in besonderer Weise miteinander verwebt (Abb. 4, 5, 6). Auf einen vorderen, tiefen Anteil des Soleusbogens wurde bislang in den Lehrbüchern nicht hingewiesen. Durch die in nahezu allen Präparieranleitungen gegebene Anweisung, den *M. soleus* ausschließlich tibial zu lösen, wird den topographischen Gegebenheiten des Sehnen- und Gefäßverlaufs Rechnung getragen, jedoch der Zusammenhang im Bereich des Soleusbogens zerstört. Man durchschneidet bei dieser tibialen Ablösung den tiefen und oberflächlichen tibialen Bogenteil gewaltsam. Es wäre ratsam, im Muskelpräparierkurs an einigen Fällen den *M. soleus* zuerst fibular zu lösen und tibial erst nach dem Studium des Soleusschlitzes und der Unterfläche des Soleus. Bei einer mäßigen Beugung im Kniegelenk dürfte dabei der erhaltene fibulare Gastrocnemiuskopf kein unüberwindliches Hindernis sein.

Der Ausdruck Soleusbogen bezieht sich auf die hintere, nur mehr sehnige Umrandung des Schlitzes; der Ausdruck Soleusarkade sollte dem hinteren, proximalen, muskulösen Soleusteil vorbehalten bleiben. Die muskulöse Soleusarkade hat somit den sehnigen Soleusbogen zur Grundlage; beide sind rückwärts gelegene Bestandteile

des sehnigen Soleusschlitzes. Eine klare, sachliche Unterscheidung der Begriffe: Schlitz, Bogen und Arkade (des *M. soleus*) scheint auch etymologisch zulässig (s. F. Kluge, 1957). Da der Soleusschlitz fibular nicht vollkommen geschlossen ist, läßt sich diese Bildung auch mit einer Sehnenschlinge vergleichen, deren hinterer Zügel von der fibularen Sehne und deren vorderer Zügel von einem Teil der tibialen Sehne gebildet werden. Beide Zügelschenkel stehen an der tibialen Ecke miteinander im Zusammenhang. Diese Deutung gleicht im wesentlichen der von W. Gruber (1878b) beschriebenen Spiralform des Soleusbogens. Die von ihm in der Hälfte seiner Fälle gefundene Halbbogenbildung konnte nicht beobachtet werden. Das tiefe Blatt der *Fascia cruris* steht als sehr dünne Lamelle lediglich mit der vorderen Umrandung des Soleusschlitzes in Verbindung. Daher kann die Angabe G. Töndurys (1951), der *Arcus tend. m. solei* sei eine Bildung der *Fascia surae prof.*, an vorliegenden Präparaten nicht bestätigt werden. (Auf die Frage, welche Rolle diese Fascie bei der phylo- bzw. ontogenetischen Wanderung des *M. soleus* spielt und welche Verbindungen und Bildungen früh aus ihr hervorgehen, kann hier nicht näher eingegangen werden. Beim Erwachsenen ist ihre funktionelle Bedeutung im Bereich des Soleusschlitzes sicherlich gering, ganz im Gegensatz zu ihren Verbindungen im Bereich der Achillessehne.) Ebenso wenig erstreckt sich dies tiefe Blatt der Unterschenkelfascie breit unter dem Soleusbogen nach aufwärts über den *M. popliteus* hinweg (G. Broesike, 1926). Die *Linea popl.* ist für die Muskulatur der Unterschenkelrückseite nicht nur topographisch deskriptiv eine Grenzlinie zwischen Kniekehle und Unterschenkel, sondern sie bildet auch funktionell eine Grenze zwischen den Muskelgruppen, die auf den Unterschenkel bzw. auf den Fuß wirken. Daher scheint J. Henles (1871) Bemerkung, eine große Anzahl von Analogien rechtfertige die Auffassung, die *Mm. popliteus* und *soleus* — beide an der *Lin. popl.* befestigt — seien zusammen als Wiederholung eines einzigen, über die Tibia hinwegsetzenden Muskels (des *Gastrocnemius*) zu betrachten, funktionell nicht gerechtfertigt.

Der *M. plantaris* ist ein einfach gefiederter Muskel, dessen distales Ende an der Überkreuzungsstelle mit dem tiefen Gefäß-Nerven-Bündel genau oberhalb der Soleusarkade liegt. Diese Befunde stehen mit den Angaben J. Tandlers (1926) und W. Grubers (1845) im Einklang. Eine Doppelfiederung des *Plantaris* (Poirier-Charpy, 1901 und Testut-Latarjet, 1928) konnte

ebensowenig wie seine Spindelform (Lit. s. oben) gefunden werden. Die Plantarissehne liegt in einem Sulcus der Soleusoberfläche. Diese Rinne ist bei Chr. Aeby (1871), W. Braune (1875), Braus-Elze (1954), E. Pernkopf (1943) und J. Sobotta (1944) auf Scheibenschnitten quer durch den Unterschenkel angedeutet und auf den Abbildungen bei Schultze-Lubosch (1935), Testut-Latarjet (1928), Ch. Garnier et F. Villemain (1909), Joessel (1884) sowie bei J. Tanasescu (1908) tiefer ausmodelliert. Das von E. Pernkopf (1943) angeführte Bindegewebsblatt zwischen den *Mm. gastrocnemius* und *soleus* hüllt den *M. plantaris* mit seiner Sehne ein und steht beiderseits mit der Oberflächenfaszie im Zusammenhang. Prox. gewinnt es Anschluß an das tiefe Leitungsbündel und an das Bindegewebs skelett des Fettgewebsskörpers der Kniekehle.

Die Spannungsverhältnisse der Muskeln mit ihren Bindegewebs-hüllen im Bereich des Soleusbogens können an unfixiertem Material nur sehr unvollkommen nachgeahmt werden. Trotzdem muß die Forderung nach einer Diskussion der vorliegenden morphologischen Befunde erfüllt werden. Aus der Vielfalt der Bewegungsmöglichkeiten soll nur ein Beispiel herausgegriffen werden, die Kontraktion des *M. triceps surae*. Beide Anteile des *Triceps* haben ihrem Bau nach unterschiedliche Aufgaben: Der *M. gastrocnemius* leistet vornehmlich Bewegungsarbeit, während der *M. soleus* — er besitzt durch sein kompliziertes Gefüge einen großen physiol. Querschnitt — ein typischer Haltemuskel ist (K. Wachholder, 1951). Diese Muskeln sind gegeneinander verschieblich und können unabhängig voneinander kontrahiert werden. Welche Formveränderungen werden bei Anspannung beider Muskeln eintreten? Bei Kontraktion des *Soleus* rückt dessen tibialer Teil — die Hauptmasse des Muskels — weiter nach tibial; sein Rand wird wesentlich stärker als die Kante des fibularen Muskelteils als Vorwölbung im Hautrelief des Unterschenkels deutlich. Dabei liegt der kontrahierte *Gastrocnemius* wie ein fest angespannter, breiter Riemen über dem *Soleus*. Er drückt ihn an seine Unterlage und verstärkt das seitliche Vorquellen des *Soleus*, dessen Volumen nicht nur zur Seite, sondern auch zur Unterfläche hin — zum Unterschenkelskelett — zunehmen wird. Dabei wird die Form der *Soleus*arkade durch beide angespannte *Gastrocnemius*-köpfe geändert werden können. Der äußere Teil des kräftigeren tibialen Kopfs (Abb. 7) liegt als Wulst über der sehnigen Bedeckung des *M. popl.* dem tibialen *Soleus*teil und seiner prox. Kante sehr dicht an. Er wird sich wie ein bremsender Widder proximal dem seitlichen

Ausweichen der tibialen Soleusanteile entgegenstemmen. Die dem tibialen Gastrocnemiuskopf angelagerte Sehne des *M. semimembraneus* verstärkt diese Wirkung, indem sie einem Ausweichen des tibialen Kopfs zur Seite hin in ihrem Bereich entgegenwirkt und ihn nach fibular schiebt. Der andere, fibulare Gastrocnemiuskopf hält ebenfalls die fibularen Soleusanteile an ihre Unterfläche und wirkt gleichzeitig dem Druck des tibialen Kopfs schiebend entgegen. An der Soleusarkade wird zusätzlich die Plantarissehne eine Wirkung ausüben müssen. Durch die Spannung zwischen dem Soleus und der Plantarissehne gegeneinander wird die Rinnenbildung in der Muskeoberfläche erzeugt (Abb. 1). (Kampf um den Raum, W. Roux). Als Vergleich sei an einen Erntewagen erinnert, dessen Ladung mit einem Seil gesichert ist. Dieses Seil verläuft von vorn nach hinten über die Ladung und ist fest angespannt; dabei entsteht eine deutliche Schnürfurche in der Ladung. Die Last ist auf diese Weise gesichert und kann sich auch bei schwankendem Wagen nur wenig nach beiden Seiten hin verlagern. (Voraussetzung ist eine zweckmäßige Lagerung bzw. Ladung der Last; sie ist beim Soleus durch dessen inneren Aufbau gegeben.) Die Plantarissehne liegt wie solch ein Hemmseil über der Muskelmasse der Soleusarkade in ihrem Sulcus angespannt. Die Sehne wird dem Ausweichen des Soleus nach tibial entgegenwirken und möglicherweise sogar dessen tibialen Anteil etwas nach fibular ziehen und festhalten. „Man könnte meinen, der straff angezogene Sehnengurt des Plantaris verhindere die übermäßige Aufblähung (Anschwellung) des *M. soleus*“, vermutete J. Winslow (1732, 1776). Durch den Druck und Zug des kontrahierten Gastrocnemius und durch die angespannte Plantarissehne kann auf diese Weise die Soleusarkade geformt werden. Dabei wird der Längsdurchmesser des Soleusschlitzes verkleinert, sein kurzer Durchmesser jedoch vergrößert und die Sehnenschlinge mehr abgerundet. Die Muskelfasern der tibialen Schlitzecke entspringen von dem kragenartig hochgeschlagenen Rand des fibularen Bogenteils und dem tiefen tibialen Bogenteil; beide Sehnenstreifen verbinden sich vor der tibialen Ecke miteinander. Bei Kontraktion dieser Muskelfasern werden sie sich in Richtung ihrer Sehnenfasern bewegen, an denen sie befestigt sind; das bedeutet bei beiden genannten Bogenteilen nach proximal und fibular. Es wird also die tibiale Arkadenecke nach fibular aufwärts gerückt, abgerundet und gleichsinnig mit ihr auch die von der hochgeschlagenen Kante des fibularen Bogenteils manschettenartig

umfaßte Vene. Ihr Lumen wird dadurch offen gehalten und vor Abklemmung geschützt. Für diese Deutung der beschriebenen Verhältnisse sprechen die Befunde an den Gastrocnemiusköpfen, ihre Verlaufs- und Zugrichtung sowie ihre verschiebbliche Einlagerung. Die Rinnenbildung mit der Plantarissehne an der Soleusarkade und die schräge Verlaufsrichtung des *M. plantaris* unterstützen ebenfalls diese Deutung. Die stärker seitliche Komponente in der schrägen Zugrichtung des *M. plantaris* wird mit der Sehnenlage an der tibialen Kante des einfach gefiederten Muskels sowie mit der Tiefe des distalen Falzes in der Achillessehne im Zusammenhang stehen. Dieser Falz ist bei kurzen Unterschenkeln infolge der größeren Seitenkomponente des Zugs tiefer ausgebildet als an langen Unterschenkeln.

Einer scharfwinkligen Abknickung des tiefen Gefäß-Nerven-Bündels bei Beugung im Kniegelenk wirken verschiedene Faktoren entgegen, z. B. die unterschiedliche Befestigung des Leitungsbündels im mittleren und distalen Stockwerk des Kniekehlenraums, seine Verankerung an den Nachbarorganen durch ausgespannte, größere Seitenäste und die Längsspannung der Gefäße. Oberhalb des Soleusbogens kommt die Wirkung des *Plantaris* hinzu. Bei Beugungsbewegungen im Kniegelenk rückt der Muskel nach proximal und fibular sowie nach hinten. Diese Bewegung macht seine Hülle mit. Es wird also auch die im Bereich der Soleusarkade frontal ausgespannte Bindegewebsplatte, die zur Tiefe hin mit der Gefäßscheide des Leitungsbündels in naher Verbindung steht, nach hinten treten. Durch diesen Zusammenhang wirkt der *M. plantaris* bei Beugung wie ein Spannungsbügel, der über dem Leitungsbündel liegt und es bei Beugung aus seiner Abwinklung oberhalb des Soleusschlitzes heraushebt. Die auf seiner Muskelhülle fixierten *Rr. surales*, der *N. suralis* und die *V. saphena parva* werden ebenfalls mit angehoben und bogenförmig abgelenkt. Überdies ändern diese Bewegungen die Form des Kniekehlenraums. Es unterliegt sicher keinem Zweifel, daß dabei die Lumina der Gefäße, vornehmlich die der Venen, druckpositiv und -negativ beeinflusst werden. Bei rhythmischen Bewegungen kommt durch den *Plantaris* sicher ebenfalls eine intermittierend lüftende Bewegung auf die Gefäße zustande, die bei den Venen den Rückfluß des Bluts konstant hält oder gar fördert. Diese Einrichtung kann als ein Abschnitt der zusätzlichen Hilfsmechanismen betrachtet werden, die für die Rückflußbeförderung des venösen Bluts am Unterschenkel bestehen.

Die von W. Gruber (1878a und b), W. Lubosch (1925/26) und F. Sieglbauer (1940) angedeutete und vermutete Funktion einer Führung der Gefäße im Bereich des Soleusbogens besteht damit zu Recht. Sie erweist sich als ein aus verschiedenen Faktoren zusammengesetzter Mechanismus.

Zusammenfassung

Die Struktur des Soleusbogens und der Einbau des *M. plantaris* im Bereich der Soleusarkade werden analytisch untersucht. Literaturangaben hierüber sind spärlich, die Darstellungen und Angaben in den Lehrbüchern und Atlanten weichen zum Teil erheblich voneinander ab. Diese sind einleitend einander gegenübergestellt.

Der Soleusbogen ist ein plattovaler, schräg gestellter, sehnig umrandeter Schlitz mit einer fibularen und einer abgerundeten tibialen Ecke. Sein Bindegewebsgerüst wird von der fibularen und der tibialen Ursprungssehne des *M. soleus* gebildet, die am Halbierungspunkt der *Lin. popl.* spitzwinklig aufeinandertreffen und in besonderer Weise miteinander verwebt sind. Die tibiale Sehne ist an der gesamten *Lin. popl.* befestigt und besitzt einen tiefen sowie einen oberflächlichen Bogenteil. Die Kante der fibularen Sehne ist kragenartig hochgeschlagen und legt sich an der tibialen Ecke manschettenartig um die Vene des Leitungsbündels, bevor sich diese Kante mit dem tiefen tibialen Bogenteil verbindet. Die sehnige Umrandung des Soleusschlitzes besteht also hinten aus Anteilen der fibularen Soleussehne, vorn in der Tiefe aus dem tiefen tibialen Bogenteil und tibial, an der sogenannten tibialen Ecke, aus der Verbindung beider Sehnenanteile miteinander. Als Soleusschlitz wird die gesamte sehnige Umrandung des Hiatus *popl.* bezeichnet; der bislang sogenannte Soleusbogen ist dessen hinterer sehniger Anteil. Die prox. Muskelteile des *Soleus*, die den sehnigen Soleusbogen zur Grundlage haben, sollten Soleusarkade genannt werden.

Die Plantarissehne liegt angespannt in einer oberflächlichen Muskelrinne der Soleusarkade. Der *M. plantaris* ist einfach gefiedert; seine Sehne kreuzt das tiefe Leitungsbündel gerade prox. der Soleusarkade. Ein zwischen den *Mm. gastrocnemius* und *soleus* liegendes Bindegewebsblatt hüllt den *M. plantaris* und seine Sehne ein; es ist im Bereich der Soleusarkade frontal ausgespannt und steht mit dem tiefen Leitungsbündel sowie mit dem Fettgewebskörper der Kniekehle in Verbindung. Beide *Gastrocnemius*köpfe sind unter-

schiedlich geformt. Der tibiale Kopf besitzt einen stärker gewulsteten tibialen Rand, der dem prox. Soleusrand eng anliegt.

Bei Kontraktion der *Mm. gastrocnemius*, *soleus* und *plantaris* wird der Längsdurchmesser des Soleusschlitzes verkürzt und sein kurzer Durchmesser vergrößert. Dadurch wird die Öffnung abgerundet und die in der tibialen Ecke eingebaute Vene geschützt. Der Muskelbauch des *Plantaris* ist wie ein Schutzbügel über die tiefen Gefäße ausgespannt. Er hebt bei Beugung im Kniegelenk das Gefäß-Nerven-Bündel an, lenkt es in seinem Verlauf prox. der Soleusarkade bogenförmig ab und verhindert mit anderen Einbaufaktoren damit eine scharfwinklige Abknickung. Bei rhythmischen Bewegungen kann dieser Mechanismus intermittierend lüftend tätig sein.

Schrifttum

- Aeby, Chr.: Der Bau des menschlichen Körpers etc. Leipzig: W. Vogel (1871) 447, 453.
- Alker, G.: Lagebeziehungen der Sehne des *M. plantaris* zur Achillessehne. *Zbl. Chir.* 82 (1957) 1263—1267.
- Ance], P.: Documents recueillis à la salle de dissection de la Faculté de médecine de Nancy (1900—1901). *Bibliogr. anat.*, Paris 9 (1901) 133—160.
- Backman, G.: Die Entstehung des Menschenfußes. 77 S. *Acta Univ. Lund. N. S. Avd.* 32, 2 Nr. 11 (1936).
- Bardeleben, K.: Muskel und Fascie. *Jena. Zschr. Med. Naturw.* 15 (1882) 390—417.
- Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. München: Lehmann 1 (1944) 3. Aufl. 297, 302.
- Braune, W.: Topographisch-anatomischer Atlas. Leipzig: Veit (1875) Taf. 23.
- Braus, H.: Anatomie des Menschen. Fortgef. v. C. Elze. Berlin: Springer 1 (1954) 3. Aufl. 568f. Abb. 286 u. 295.
- Broesike, G.: Anatomischer Atlas des menschlichen Körpers mit besonderer Berücksichtigung der Topographie. Berlin: Fischers Med. Buchhdlg. 1, Abt. II (1902) 245.
- Lehrbuch der normalen Anatomie des menschlichen Körpers. Berlin: Fischers Med. Buchhdlg. (1926) 10. Aufl. 260.
- Charpy, A.: siehe unter Poirier, P.
- Chiarugie, G.: Istituzioni di Anatomia dell'uomo. Vol. 2. Milano: Soz. Editr. Libr. (1924) Ediz. II, 238.
- Cords, E.: Über „funktionslose“ Muskeln. *Zschr. Anat. Entw. gesch.* 65 (1922) 254—276.
- Corning, H. K.: Lehrbuch der topographischen Anatomie etc. München: Bergmann (1949) 24. Aufl., 761.
- Cuvier, G.: zitiert bei Gruber, W. (1845) 1405.
- Deaver, J.: *Surgical Anatomy*. Vol. III. London: Rebman (1903) Tab. 492, 275.
- Le Double, A.: *Traité des variations du système musculaire de l'homme*. Vol. II. Paris: C. Reinwald (1897) 314—318.

- Drüner, L.: Über die Sehnen des Schollenmuskels und Bemerkungen über die anderen Schollenmuskeln des menschlichen Körpers. *Zschr. Anat. Entw.gesch.* **79** (1926) 263–268.
- Elze, C.: siehe unter Braus, H.
- Faller, A.: Zur Deutung der akzessorischen Köpfe des Schollenmuskels. *Anat. Anz.* **93** (1942) 161–179.
- Fourcroy, A. F. de: zitiert bei Sömmering, S. T. v. S. 351.
- Fränkel, M.: siehe unter Frohse, Fr.
- Frey, H.: Der M. triceps surae in der Primatenreihe. *Morph. Jb.*, Leipzig **47** (1913) 1–191.
- Der aufrechte Gang des Menschen und seine Beziehungen zur hinteren Muskulatur des Unterschenkels. *Anat. Anz.* **51** (1918–19) 257–272.
- Frohse, Fr., u. Fränkel, M.: Die Muskeln des menschlichen Beines. *Handb. d. Anat. d. Menschen*. Jena: Fischer **2** (1913) II. Abt., 2. Teil, B 561–565, 650.
- Gantzer, C.: zitiert bei Henle, J. (1871) 310.
- Garnier, Ch. et Villemin, F.: *Muscles soléaires accessoires chez l'homme*. *Bibliogr. anat.*, Paris **19** (1909) 277–285.
- George, R.: zitiert bei Morris, H., 576.
- Glaesmer, E.: Untersuchungen über die Flexorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säuger. *Morph. Jb.*, Leipzig **38** (1908) 36–90.
- Gray, H.: *Anatomy descriptive and applied*. London: Longmans (1956) 31. ed. 661, 667.
- Gruber, W.: Über die Funktion des Musculus plantaris des Menschen. *Österr. med. Wschr.* (1845) 1401–1416.
- Über den Verschuß des oberen Winkels des Spatium interosseum cruris und über das Loch für die Vasa tibial. antica — Foramen anterius canalis cruro-poplitei — unter ersterem im letzteren beim Menschen. *Arch. Anat.*, *Anat. Abt.*, Leipzig (1878a) 456–473.
- Über den Sehnenbogen des M. soleus und seine ungewöhnlichen Spannungsmuskeln. *Arch. Anat.*, *Anat. Abt.*, Leipzig (1878b) 474–479.
- Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. I. Heft. Berlin: Hirschwald (1879) 28–39.
- Hallett, C.: zitiert bei Henle, J. (1871) 310.
- Henke, W.: *Handatlas und Anleitung zum Studium der Anatomie des Menschen im Präpariersaale*. Atlas. Berlin: A. Hirschwald (1888), I. Cursus, Taf. 69.
- Henle, J.: Bericht über die Fortschritte der Anatomie im Jahre 1857. *Ber. Fortschr. Anat. Physiol.*, Abt. d. *Zschr. f. ration. Med.*, Leipzig (1858) 119, 133.
- *Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen*. Braunschweig: Vieweg **1** (1871) 2. Aufl., 3. Abt. 9–14, 302–310.
- Hildebrandt, Fr.: *Handbuch der Anatomie des Menschen*. 4. Aufl. v. E. H. Weber. Braunschweig: Schulbuchhdlg. **2** (1830) 491f.
- Hochstetter, F.: siehe unter Toldt, C.
- Hyrtl, J.: *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*. Wien: Braumüller (1878) 14. Aufl. 537.

- Joessel, G.: Lehrbuch der topographisch-chirurgischen Anatomie etc. Bonn: Cohen (1884) 1. Teil 235f., 243.
- Kiss, F., u. Szentágothai, J.: Anatomischer Atlas des menschlichen Körpers. Leipzig: Thieme 1 (1955) 245.
- Kluge, F.: Etymologisches Wörterbuch der deutschen Sprache. Berlin: W. de Gruyter (1957) 17. Aufl. 30, 88, 656, 659.
- Kopsch, Fr.: siehe unter Rauber, A.
- Krause, W.: Handbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig: Hirzel (1903) 178.
- Lanz, T. v., u. Wachsmuth, W.: Praktische Anatomie. Berlin: Springer 1, 4 (1938) 204, 221, 288, 313.
- Latarjet, A.: siehe unter Testut, L.
- Loth, E.: Die Aponeurosis plantaris in der Primatenreihe. Morph. Jb., Leipzig 38 (1908) 194–322.
- Zur Anthropologie der Plantaraponeurose. Morph. Jb., Leipzig 48 (1914) 83–95.
- Lubosch, W.: Der Gefäßnervenkanal in der Kniekehle. Anat. Anz. 60 (1925/26) 309–313.
- siehe unter Schultze, O.
- Luschka, H. v.: Die Anatomie des Menschen. Tübingen: H. Laupp (1865) Teil III, 1. 422.
- Macalister, A.: zitiert bei Bardeleben, K., 409.
- Meckel, J. Fr.: Handbuch der menschlichen Anatomie. Halle: Hallesches Waisenhaus 2 (1816) 579.
- Monro, A.: zitiert bei Sömmering, S. T. v. 351.
- Morris, H.: Human Anatomy. New York: McGraw-Hill (1953) 11. ed. 568, 576.
- Oselladore, G.: Inserzione der muscoli tricipite della sura plantare nell'uomo e guaina del tendine. Monit. zool. ital. 34 (1923) 1–23.
- Pernkopf, E.: Topographische Anatomie des Menschen. Wien: Urban u. Schwarzenberg II, 2 (1943) 2. Aufl. 762, 764, 771. Taf. 116, 125, 130.
- Pfitzner, W.: zitiert bei Le Double, A. F. 315.
- Pirogoff, N. I.: Anatome topographica sectionibus per corpus humanum congelatum triplici directione ductis illustrata. Petersburg 4 (1859) Tab. 8, Fig. 8 (Riga, Kymmel).
- Poirier, P., et Charpy, A.: Traité d'anatomie humaine. Tome II. Paris: Masson (1901) 2. ed. 248, 259.
- Rafinski, R.: *M. triceps surae* bei menschlichen Foeten (poln.). Przegląd antrop. 12 (1938) 106–144, 172–222.
- Rauber, A., u. Kopsch, Fr.: Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen. Leipzig: Thieme 1 (1947) 17. Aufl. 593.
- Ribbing, L.: Die Unterschenkel- und Fußmuskulatur der Tetrapoden. 158 S. Acta Univ. Lund. N. S. Afd. 5 Nr. 5 (1909).
- Roux, W.: Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig: Engelmann 1 (1895) 348.
- Schultze, O., u. Lubosch, W.: Atlas und kurzgefaßtes Lehrbuch der topographischen und angewandten Anatomie. München: J. F. Lehmann (1935) 4. Aufl. 389, Fig. 401.
- Schwalbe, G.: zitiert bei Le Double, A. F. 315.

- Sieglbauer, F.: Lehrbuch der normalen Anatomie des Menschen. Wien: Urban u. Schwarzenberg (1940) 4. Aufl. 284f.
- Sinelnikow, R.: Atlas der Anatomie des Menschen (russ.). Moskau: Medgis 1 (1952) 405.
- Sklabunov, G.: Anatomie des Menschen (griech.). Athen: Tarosopolos 1 (1926) 3. Aufl. 694.
- Sobotta, J.: Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen. Teil I. München: Lehmann (1944) 11. Aufl. 200, 293.
- Sömmering, S. T. v.: Vom Baue des menschlichen Körpers. Teil III (Muskeln), umgearb. von F. W. Theile. Leipzig: Voß (1841) 351.
- Spalteholz, W.: Handatlas der Anatomie des Menschen. Leipzig: Hirzel 2 (1939) 14. Aufl. 427.
- Szentágothai, J.: siehe bei Kiss, F.
- Tandler, J.: Lehrbuch der systematischen Anatomie. Leipzig: Vogel 1 (1926) 2. Aufl. 440.
- Tanasescu, J.: Sur la duplicité du soléaire. Bibliogr. anat., Paris 17 (1908) 98–103.
- Testut, L., et Latarjet, A.: Traité d'anatomie humaine. Vol. 1. Paris: Doin (1928) 8. Aufl. 1159–1162.
- Theile, Fr. W.: zitiert bei Gruber, W. (1845) 1412.
- Theile, F. W.: siehe unter Sömmering, S. T. v.
- Töndury, G.: Angewandte und topographische Anatomie. Stuttgart: Thieme (1951) 383 u. Abb. 351.
- Toldt, C., u. Hochstetter, F.: Anatomischer Atlas etc. Wien: Urban u. Schwarzenberg 1 (1937) 17. Aufl. 371.
- Uweda, T.: Der Bau des Schollenmuskels. Morph. Jb., Leipzig 56 (1926) 223–238.
- Vesal, A.: De Humani Corporis Fabrica. Lib. II. Basel: Oporinus (1583?) 419.
- Villemin, F.: siehe unter Garnier, Ch.
- Vuori, E.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Flexorengruppe des Unterschenkels etc. 177 S. Ann. Acad. sc. Fenn. Ser. A 35 (1931).
- Wachholder, K.: Vorlesung SS. 1951.
- Wachsmuth, W.: siehe unter Lanz, T. v.
- Weber, E. H.: siehe unter Hildebrandt, Fr.
- Winslow, J.: Exposition anatomique de la structure du corps humaine. Paris: Desprez (1732) 226, 336. Paris: Savoye (1776) Tome II. 167f. u. 351f.
- Woerdeman, M.: Standard atlas of human anatomy. Amsterdam: Scientific Publ. Comp. 1 (1954) Abb. 321 B.
- Wolf-Heidegger, G.: Atlas der systematischen Anatomie des Menschen. Basel: Karger 1 (1954) 197.
- Wood, J.: zitiert bei Bardeleben, K., 409.
- Zeren, Z.: Description et signification des arcades fibreuses annexés aux muscles chez l'homme. Ann. anat. path., Paris 16 (1939) 733–743.
- A propos des arcades et tunnels annexés au muscles. Acta anat., Basel 30 (1957) 1007–1012.

*Aus dem Veterinär-Anatomischen Institut
der Karl-Marx-Universität Leipzig
(Ehemaliger Direktor: Prof. Dr. Eb. Ackerknecht¹)
(Jetziger Direktor: Prof. Dr. E. Schwarze)*

Das Herz des Löwen (*Felis leo* L.)

Beitrag zur Anatomie des Carnivorenherzens

Von

H.-J. Schiller

Mit 5 Abbildungen und 6 Tabellen

(Eingegangen am 15. April 1957)

Einleitung

Das Felidenherz wurde von Ackerknecht (1914), Sichert (1935) und von Simić (1937) bereits bearbeitet und mit den Herzen anderer Carnivoren verglichen; dabei handelte es sich aber um Hauskatzen, Leoparden und Tiger; der Löwe war nur mit einem jungen Exemplar vertreten.

Diese Lücke soll im Rahmen der Herzarbeiten des Leipziger Veterinär-Anatomischen Institutes ausgefüllt werden. Der Direktor des Leipziger Zoo, der eine weltbekannte Löwenzucht treibt, hat in großzügiger und dankenswerter Weise die Herzforschung durch Materialzuwendungen unterstützt, wofür ihm besonders gedankt und die Arbeit gewidmet sei.

In Ansehen der jahrzehntealten Löwenzucht werden allerdings die Befunde nicht ohne weiteres mit denen an Löwenherzen aus der freien Wildbahn verglichen werden dürfen. Es wäre eine reizvolle Aufgabe für die Zukunft, etwaige Folgen der Gefangenhaltung und beginnender Domestikation (Reinzucht in Generationsfolge) gerade am Herzen des Löwen zu studieren.

Nach anderweitigen Erfahrungen auf dem Gebiete der reinen Wildtierorgane (z. B. beim Wildschwein) wäre bei diesen eine größere Beständigkeit bzw. eine geringere Neigung zu Variationen (etwa in der Ausbildung der Warzenmuskelpuppen, Querbalken, Klappensegel u. a. m.) zu erwarten.

Material und Technik

Die 22 Löwenherzen wurden mir freundlicherweise von den Zoologischen Gärten in Leipzig und in Halle (Saale) zur Verfügung gestellt. Ohne Rück-

¹ Die Arbeit wurde unter Leitung von Prof. Dr. Eb. Ackerknecht angefertigt.

sicht auf die eventuelle frühere Fixation (Formalin, Alkohol) wurden alle Herzen zur Vermeidung einer allzu großen Härtung nach Jores behandelt. Der Übersichtlichkeit halber (vgl. Tabelle 1) bezeichne ich als Gruppe A (Fall 1 bis 7) die 7 männlichen Tiere; Fall 8—21 umfassen als Gruppe B die 14 weiblichen Löwen. Innerhalb beider Gruppen wurde in der Regel die Reihenfolge durch das Lebensalter (exklusive Fall 7) bestimmt. Für Fall 22 ist das Geschlecht unbekannt.

Tabelle 1

Gruppe A

Gruppe B

Fall	Ge- schlecht	Lebens- alter	Bemerkun- gen	Fall	Ge- schlecht	Lebens- alter	Bemerkun- gen
1	♂	10 Tage	Fall 5 bei Simić	8	♀	3 Monate	mehrere Male trächt. 5mal geworfen
2	♂	7 Monat.		9	♀	9 Monate	
3	♂	1 Jahr		10	♀	1 Jahr	
4	♂	3 Jahre		11	♀	1½ Jahre	
5	♂	6 Jahre		12	♀	1½ Jahre	
6	♂	7 Jahre		13	♀	1½ Jahre	
7	♂	?		14	♀	1½ Jahre	
				15	♀	1½ Jahre	
				16	♀	4½ Jahre	
				17	♀	5 Jahre	
				18	♀	6—8 Jahre	
				19	♀	8—10 Jahre	
				20	♀	10 Jahre	
				21	♀	12—15 J.	
				22	?	3½ Jahre	

Auf die Topographie des Löwenherzens wird verzichtet, da nur isolierte Herzen, meist mit Herzbeutel und anliegendem Mediastinum, zur Verfügung standen.

Die Messung der verschiedenen Umfänge geschah mit Bandmaß. Für Abnahme von Herzhöhe, Querdurchmesser usw. hängte ich das Herz an einem Faden durch die Aorta auf und gab die Begrenzungspunkte mit Tusche auf dem Epikard an. Einen zusammengesetzten, langarmigen Metallzirkel, dessen beide Spitzenenden sich im Winkel von 180° berühren, stellte ich nun so ein, daß diese leicht auf den Fixpunkten auflagen.

Zur Messung des Volumens bediente ich mich (je nach Herzgröße) entsprechender Meßzylinder.

An Fall 6 und 21 erfolgte die Präparation der Vasa cordis nach vorheriger Injektion der Arterien mit rotgefärbtem, der Venen mit blaugefärbtem Gips, sonst nur unter Zuhilfenahme einer schwachen Zinnsonde. Die Dissektion des Herzens geschah nach Simić (1937).

Untersuchungsbefunde

1. Der Herzbeutel

Das Perikard bildet, wie üblich, einen nach allen Seiten geschlossenen, dem Herzen nur lose anliegenden Serosensack. Die hellbräunlichweiße Herzbeutelfarbe bei Gruppe A und den jüngeren Vertretern der Gruppe B wechselt von Fall 11 ab ins Bläulichgraue (exkl. Fall 20). Die Durchsichtigkeit ist besonders auffallend bei Fall 1–8 (exkl. Fall 6) und 22, so daß die Oberflächendifferenzen (Herzohren, Gefäßfurchen usw.) auch durch den uneröffneten Herzbeutel hindurch relativ gut sichtbar sind; schwieriger ist dies bei Fall 10, 20 und 21; als undurchsichtig sind dagegen — unabhängig von dem Lebensalter — die Herzbeutel von Fall 9, 11–16, 18 und 19 anzusprechen, wobei mit der Undurchsichtigkeit die Stärke der Fibrosa (als Abkömmling der inneren Brustfascie) zunimmt.

Unter dem sogenannten Epiperikard gibt es reichliche Einlagerungen von gelblichweißem Fett nebst Gefäßen und Nerven. Das Fett zieht sich auf den lateralen Flächen in 1–3 nebeneinander verlaufenden Strängen, auf der linken Herzseite in größeren Mengen, apikalwärts abnehmend, entlang.

Die glatte weißliche Innenfläche des parietalen Blattes (Perikard im engeren Sinne) ist mit der von außen angelegten Fibrosa zu einer einheitlichen, nie fetthaltigen Haut verschmolzen. An der Herzbasis geht einerseits die Fibrosa, als deren Adventitia, auf die großen Gefäße über. Andererseits schlägt sich das parietale Blatt der Serosa als Pars intermedia in das viscerele Blatt um, das als Vagina serosa vasorum den Anfangsteil der großen Gefäße und das Herz als dessen Epikard überzieht.

Der Liquor pericardii beträgt nach Wall (1914/15) bei den Säugtieren 0,001 % bis 0,02 % des gesamten Körpergewichtes und nimmt nach dem Tode zu.

Dorsal ist das Perikard befestigt (vgl. Abb. 2 und 3 Px) an der Aorta, A. pulmonalis (arterieller Ursprung), der V. cava cranialis, dem Atrium dextrum, der V. cava caudalis, dem kaudomedialen und dem kranialateralen Ast der V. pulmonalis und dem Atrium sinistrum (venöser Ursprung). Zwischen den Gefäßen führen Buchten in die durch das Umschlagen des Perikards entstandene Falte, deren größte rechts von der Aorta liegt und sie kaudalwärts umfaßt. Die von Simić beschriebenen Verhältnisse des gangartigen Sinus trans-

versus pericardii, der einen spaltförmigen, von zwei Seiten offenen Kanal darstellt, treffen auch hier zu. Am weitesten von der Basis ventriculorum entfernt ist der Herzbeutel kranial an der Aorta direkt über deren Ursprung:

bei Fall 1 = 1,8 cm	bei Fall 7 = 7,9 cm	bei Fall 14 = 4,9 cm
bei Fall 2 = 5,4 cm	bei Fall 8 = 3,2 cm	bei Fall 15 = 5,4 cm
bei Fall 3 = 6,5 cm	bei Fall 9 = 4,9 cm	bei Fall 18 = 5,9 cm
bei Fall 4 = 6,2 cm	bei Fall 11 = 5,9 cm	bei Fall 20 = 6,2 cm
bei Fall 5 = 6,5 cm	bei Fall 12 = 5,6 cm	bei Fall 22 = 8,7 cm.

Die Insertionsstelle des Herzbeutels liegt der Herzkammerbasis dort am nächsten, wo sie sich um die V. cava caudalis und den kaudomedialen Ast der V. pulmonalis herumlegt:

bei Fall 1 = 0,4 cm	bei Fall 8 = 0,5 cm	bei Fall 15 = 0,9 cm
bei Fall 2 = 0,7 cm	bei Fall 9 = 1,2 cm	bei Fall 18 = 1,1 cm
bei Fall 3 = 0,9 cm	bei Fall 12 = 1,4 cm	bei Fall 19 = 1,2 cm
bei Fall 4 = 1,4 cm	bei Fall 13 = 0,9 cm	bei Fall 20 = 1,6 cm
bei Fall 5 = 1,4 cm	bei Fall 14 = 0,7 cm	bei Fall 22 = 0,9 cm.
bei Fall 7 = 1,6 cm		

Ein Vergleich mit Tabelle 1 zeigt, daß die Höhe dieser Ansatzstellen mit der Herzgröße zunimmt.

Das durchsichtige Epikard überzieht den Herzmuskel so, daß man diesen und das zwischen beide eingelagerte Fett mit den kleinsten Gefäßen der Herzaußenwand sieht. Die Menge dieses subepikardialen Fettes ist variabel, doch besonders am Sulcus coronarius und am kranialen Rand des Aorten- und des Pulmonalisursprunges zu finden. Der Margo cranialis und caudalis sind nur bei Fall 22 in Fett eingehüllt, wie dies auch in den Sulci longitudinales (besonders bei Fall 3—7, 14, 15, 20 und 22) der Fall ist.

2. Größe, Gewicht und Gestalt

Die einzelnen Werte der Wägungen und Messungen der 22 Herzen sind in der Tabelle 2, ihre Durchschnittswerte in Tabelle 3 verzeichnet.

1. Die Herzhöhe ist die Entfernung von der Herzspitze bis zur Abgangsstelle des Sulcus longitudinalis sinister aus dem Sulcus coronarius.

2. Der Querdurchmesser liegt dort zwischen zwei Punkten auf den Sulci longitudinales, wo diese am stärksten nach außen gewölbt sind,

Tabelle 2

Fall	Herz- höhe in cm	Durchmesser in cm			Kammer- umfang in cm		Gesamt- umfang ¹	Gewicht in g	Volumen in cm ³	Herzhö- he: Schrägdurchm.
		quer	sagit- tal	schräg	links	rechts				
1	3,3	2,4	3,0	3,2	3,5	5,4	8,8	50	22,5	1,031
2	7,4	5,7	6,1	6,0	8,0	9,2	16,8	180	88,5	1,233
3	9,8	8,1	8,4	7,9	10,5	15,8	24,2	410	224,0	1,241
4	10,9	9,4	9,2	7,8	13,8	15,4	28,6	550	345,0	1,397
5	13,2	8,6	10,4	9,8	13,7	14,1	27,3	690	480,0	1,347
6	12,2	10,8	11,1	10,4	15,6	19,2	34,0	680	450,0	1,173
7	11,7	10,8	12,3	10,1	13,8	18,4	30,6	630	420,0	1,158
8	5,4	3,7	5,2	4,7	6,2	7,0	12,0	100	60,0	1,149
9	8,2	6,9	7,0	7,5	10,7	16,1	25,4	350	180,0	1,093
10	12,3	7,5	9,4	9,2	14,0	17,4	30,6	490	315,0	1,337
11	12,0	7,1	9,1	8,1	13,6	16,8	29,4	470	285,0	1,481
12	10,0	7,3	9,0	7,7	11,5	14,5	25,2	430	270,0	1,299
13	10,1	7,0	7,8	6,8	11,4	14,5	25,7	410	255,0	1,485
14	8,2	5,9	8,5	6,9	8,6	8,9	16,7	310	135,0	1,188
15	9,8	6,4	10,8	7,7	11,5	12,4	23,2	350	210,0	1,273
16	11,7	7,9	9,5	7,6	10,8	16,1	26,7	500	330,0	1,539
17	12,6	9,6	10,6	9,1	13,5	18,7	31,9	530	345,0	1,385
18	11,3	8,7	10,2	9,0	15,7	17,8	33,0	600	405,0	1,256
19	13,8	9,4	12,4	11,6	16,5	20,2	36,4	940	690,0	1,190
20	11,4	8,2	10,0	9,3	12,8	15,4	27,8	620	385,0	1,226
21	12,7	9,2	10,6	11,2	15,0	19,4	29,0	910	520,0	1,134
22	13,5	8,3	10,9	9,3	13,4	18,9	32,1	800	555,0	1,452

Tabelle 3

Gruppe	Herz- höhe in cm	Durchmesser in cm			Kammer- umfang in cm		Gesamt- umfang	Gewicht in g	Volumen in cm ³
		quer	sagit- tal	schräg	links	rechts			
A	9,79	7,94	8,64	7,89	11,27	13,93	24,33	456	290
B	10,87	7,54	9,40	8,38	12,35	15,61	27,06	521	329
Ds.	10,53	7,67	9,16	8,22	12,01	15,07	26,19	500	317

¹ Die Werte betragen nur dann die Summe der beiden Kammerumfänge, wenn deren durch die Umfangslinien begrenzte Flächen in derselben Ebene wie der Gesamtumfang liegen. Das ist meist nicht der Fall. Demzufolge wird in der Regel der Gesamtumfang kleiner sein als die Summe der beiden Kammerumfänge. Der Gesamtumfang kann also höchstens gleich groß, nie aber größer sein (Abb. 1).

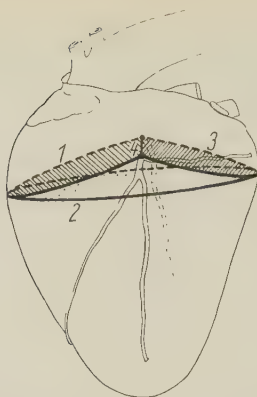


Abb. 1. 1 Umfang der rechten Kammer; 2 Gesamtumfang; 3 Umfang der linken Kammer; 4 Abgangspunkt der Longitudinalgefäße aus der Kranzfurche; diese liegt also oberhalb der breitesten Stelle: als Horizontale durch die Gefäßabgänge (4) zu denken

3. Der Sagittaldurchmesser stellt bei senkrecht aufgestelltem Herzen die Entfernung dar zwischen den am weitesten kranial auf dem Margo cranialis und am weitesten kaudal auf dem Margo caudalis gelegenen Punkten.

4. Der Schrägdurchmesser erfaßt die Strecke zwischen den Punkten, die an den Ventrikelwänden am weitesten rechtskranial und linkskaudal liegen.

5. Der Umfang der linken und 6. der rechten Herzkammer wird an den Abgangspunkten der Longitudinalgefäße gemessen, und zwar jeweils vom Sulcus longitudinalis sinister ausgehend an der zwischen den beiden Punkten stärksten Wölbung.

7. Der Gesamtumfang umgreift die stärkste Wölbung der Ventrikelwandungen (etwas unterhalb der Koronargefäße).

8. Gewicht: Die Wägung der Herzen geschah nach der Dissektion und nachdem die Gefäße bis zur Umschlagslinie des Herzbeutels entfernt waren. Die Herzbeutel wurden dabei nicht beseitigt, wohl aber das zwischen Mediastinum und Fibrosa eingelagerte Fett.

9. Das Volumen stellt die verdrängte Wassermenge beim Eintauchen des Herzens dar, nach Entfernung der großen Gefäße bis zur Umschlagstelle des Herzbeutels.

Tabelle 4

Gruppe	A	B	Durchschnitt
Durchschnittsverhalten von Herzhöhe zu			
Schrägdurchmesser.....	1,241	1,297	1,279
Größtes Verhältnis	1,397	1,539	1,539
Kleinstes Verhältnis.....	1,031	1,094	1,031

Zur Erzielung einer besseren Übersicht meines Herzmateri- als dividierte ich die Herzhöhe durch den Schrägdurchmesser und fand so ein Verhältnis, das um so größer wird, je länger und spitzer das Herz ist (s. Tabelle 4 und letzte Spalte von Tabelle 2). Wenn auch, wie in der Tabelle 4 ersichtlich, die Herzen der Löwin- nien die größeren Werte ergaben, so wage ich dennoch keinen Schluß auf Differenzen geschlechtsspezifischer Art.

Tabelle 5

Tierart	Durchschnitt von Herzhöhe zu Schräg- durchmesser	Maximal	Minimal
Löwe	1,279	1,539	1,031
Tiger	1,115	1,354	1,046
Leopard	1,393	1,393	1,393
Hauskatze	1,247	1,421	1,178

Die Tabelle 5 gibt als Beitrag zur Unterscheidung der verschie- denen Felidenherzen eine Übersicht über dasselbe Verhältnis (nach den Messungen von Simić, Sichert und mir) und eröffnet die Möglichkeit einer vergleichenden Betrachtung des bisher bearbei- teten Herzmateri als der Feliden: Die spitzeste Form weisen die Leopard- nienherzen auf (1,393), die gedrunge- nteste die Tigerherzen (1,115). Die Gestalt des Löwenherzens stellt einen länglichen Spitzkegel dar, dessen kranialer Rand schwach konvex und dessen kaudaler fast gestreckt ist und etwas unterhalb des Sulcus coro- narius seinen größten Umfang besitzt.

3. Äußeres (Abb. 2 und 3)

a) Die Vorkammern

Das Atrium dextrum liegt sackähnlich kranial und rechts vom linken, stülpt nach vorn sein Herzrohr aus, das gleich groß, meist sogar größer, nie aber kleiner als das linke ist und teilweise den Aortenursprung (nach links) umfaßt. Nur bei den Herzen der ganz jungen Löwen (bis 1 Jahr) erstreckt sich das rechte Herzrohr bis in die Nähe des Pulmonalisursprunges. Jeweils an der Einmündung der vorderen und hinteren Hohlvene finden sich konische Aus- buchtungen. Durch den relativ tiefen Sulcus terminalis atrii dextri werden auch schon äußerlich der Lowersche Sack, der Sinus ve-

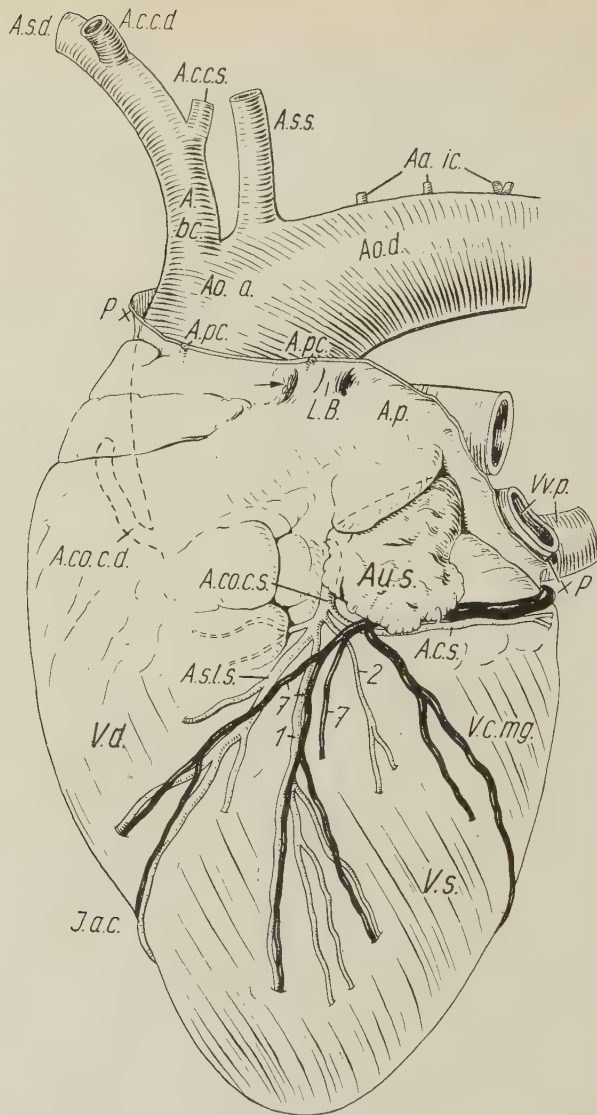


Abb. 2. Linke Herzhälfte eines 3½-jährigen Löwen (Fall 22)

Arterien hell, Venen schwarz. Ao. a. = Aorta ascendens; Ao. d. = Aorta descendens; Aa. ic. = Arteriae intercostales; A. bc. = A. brachiocephalica; A. c. c. s. = A. carotis communis sinistra; A. c. c. d. = A. carotis communis dextra; A. s. d. = A. subclavia dextra; A. s. s. = A. subclavia sinistra; A. p. c. = Aa. pericardicae; A. co. c. d. = A. coronaria cordis dextra; A. co. c. s. = A. coronaria cordis sinistra; A. c. s. = A. circumflexa sinistra; A. s. l. s. = A. sulci longitudinalis sinistra; A. p. = A. pulmonalis; L. B. = Ligamentum Botalli; Vv. p. = Venae pulmonales; V. c. mg. = V. cordis magna; Au. s. = linkes Herzohr (das rechte ist nicht sichtbar); V. d. = rechte Kammer; V. s. = linke Kammer; I. a. c. = Incisura apicis cordis; Px = Herzbeutelansatz; der Pfeil weist in die kranial vom Lig. Bot. gelegene Tasche

nosus dexter und das eigentliche Atrium mit der Auricula dextra voneinander geschieden. An dem am weitesten dorsal gelegenen Teil des Sinus venosus befindet sich die Einmündungsstelle der V. azygos dextra.

Das bedeutend kleinere Atrium sinistrum liegt kaudal und linkslateral von der rechten Vorkammer. Sein Herzohr legt sich mit seinem dorsalen Rand an die und zum Teil unter die A. pulmonalis und reicht mit seinem Ende bis zur Wurzel dieses Gefäßes. Die freien Ränder beider Herzohren sind leicht zackig eingekerbt und bilden besonders ventral viele kleine Lappchen. In die Vorkammer münden die verschiedenkalibrigen Pulmonalvenenstämme der beiden Lungenhälften (vgl. unten).

b) Die Kammern mit den großen Arterien

Der Ventriculus dexter liegt kraniallateral rechts der linken Kammer, und zwar mit nicht ganz $\frac{3}{4}$ rechts und reichlich $\frac{1}{4}$ links der Ebene, die das Herz bilateral in zwei gleich große Hälften teilt und die ich als Herzsymmetrieebene bezeichne. Der rechte Ventrikel fühlt sich wegen der im Vergleich zum linken nur ein Drittel so dicken Wandung ziemlich schlaff an und besitzt einen größeren Umfang (vgl. Tabelle 2). Er reicht nicht bis zur Herzspitze. Wenig deutlich (exkl. bei Fall 10 und 16) ist der Sulcus longitudinalis dexter, dessen Andeutung kaudoventral der rechten Herzkammer entlang zieht. In etwa 25 % meiner Fälle weist der Sulcus einen ausgesprochen kaudalen Verlauf auf. Der Conus arteriosus und der Margo cranialis wölben sich m. o. w. stark vor.

Die A. pulmonalis mit ihrem stumpfkegeligen Conus arteriosus biegt nach medial und etwas nach kaudal um, zieht unter der Aorta entlang, mit der sie durch das Ligamentum Botalli verbunden ist, um sich sofort, noch im Herzbeutelbereich, in die A. pulmonalis dextra und sinistra zu teilen, die sich auf die Vorkammern legen.

Das Ligamentum Botalli ist bei 8 Herzen (Fall 2, 3, 5, 7, 9, 13, 20 und 21) durch eine kleine Serosentasche besonders leicht auffindbar, die sich von vorn zwischen „Ductus“ und Arterien einschiebt. Bei Fall 1 und 2 ist das Ligamentum relativ groß. Nur bei den jugendlichen Fällen 1, 4 und 12 ist der Gang noch durchgängig, das Lumen in halber Länge des Ligamentums jedoch äußerst eng und erweitert sich nach den beiden großen Gefäßen zu trichterartig. Fall 3, 7, 11, 17, 19 und 22 weisen dort in dem völlig obliterierten Gang einen minimalen Lichtungsrest auf.

Der Ventriculus sinister bildet die Herzspitze; seine Wandung fühlt sich straff und kompakt an. Der gut ausgeprägte Sulcus

longitudinalis sinister führt fast bis zur Herzspitze, tritt an der Incisura apicis nach rechts hinüber. Der Herzmuskelwirbel, Vortex cordis, ist bei Fall 3—7, 10, 17—20 deutlich, sonst aber wenig oder von außen überhaupt nicht sichtbar. Nach Lechner (1942) ist die Menge der rechtskammerigen Längsfasern, die an der Vortexbildung beteiligt sind, beim Löwen im Vergleich zu den übrigen Feliden äußerst gering. Auch die Neigung der Schrägfasern ist beim Löwen weniger steil als bei den anderen Katzenartigen.

Aorta: Sie entspringt kranial und direkt vor der A. pulmonalis mit dem Bulbus aortae, der kopfwärts stark vorgewölbt ist, aus dem Ostium aorticum; sie steigt dann — zum Teil von dem Herzohr der rechten Vorkammer umfaßt — kraniodorsal empor. Danach biegt sie — immer noch im Herzbeutelbereich — kaudodorsal und etwas links der Herzsymmetrieebene um und bildet so den kraniodorsal-konvexen Arcus aortae, auf dem man (oft durch das Perikard hindurch) die Vasa aortae sich verteilen sieht. Nach Verlassen des Herzbeutelbereichs teilt sich die Aorta in die kaudalwärts ziehende Aorta descendens, aus der kurz nach der Teilungsstelle die A. subclavia sinistra — etwa im Abstand ihres Durchmessers — hervorgeht, und in die zunächst nach dorsal verlaufende A. brachiocephalica, deren Durchmesser sich zu dem der Aorta descendens etwa wie 2:5 verhält. Die A. brachiocephalica biegt danach kranialwärts um und gibt nacheinander die A. carotis communis sinistra und dextra ab, um als A. subclavia dextra weiterzuziehen. Die beiden Carotiden weisen etwa gleiche Kaliber auf, die A. subclavia dextra hat nicht ganz doppelten Durchmesser.

4. Die Herzeigengefäße

a) Kranzarterien

Die A. coronaria cordis sinistra hat ihren Ursprung über der kaudalen linken Semilunarklappe etwa Ende des ersten Drittels der Aortenwand von der kranialen bis zur kaudalen Ansatzstelle dieser Klappe. Im Abstand ihres Durchmessers läuft sie am kaudalen Rand der A. pulmonalis entlang und gibt vor Austritt aus dem Raum zwischen A. pulmonalis und linkem Herzohr die A. atrio-ventricularis sinistra s. circumflexa sinistra (= Ramus circumflexus) ab, die im Sulcus coronarius kaudalwärts verläuft und vom Margo caudalis aus das Myokard der linken Herzhälfte versorgt. Ob dabei einige Äste mit Verzweigungen der A. circumflexa dextra

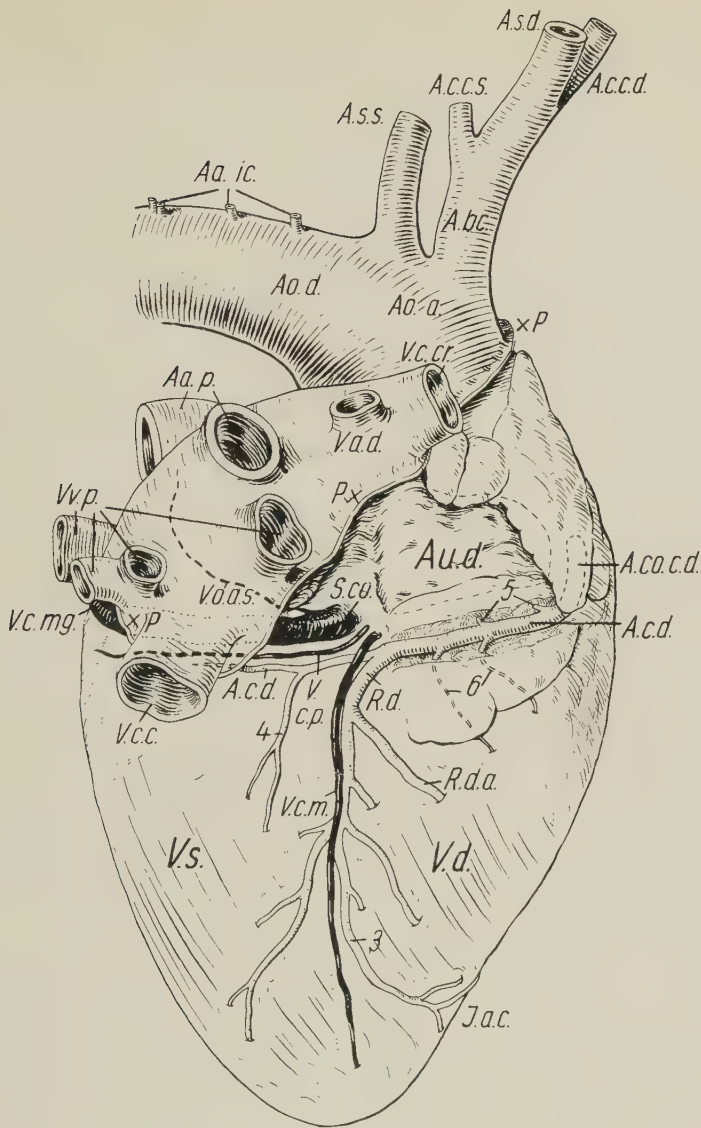


Abb. 3. Rechte Herzfläche desselben Falles (22)

Darstellungen und Bezeichnungen wie in Abb. 2. Außerdem: A. c. d. = A. circumflexa dextra; R. d. = Ramus descendens; R. d. a. = Ramus descendens anterior; V. c. c. = V. cava caudalis; V. c. r. = V. cava cranialis; V. a. d. = V. azygos dextra; S. co. = Sinus coronarius; V. o. a. s. = V. obliqua atrii sinistri; V. c. p. = V. cordis parva; V. c. m. = V. cordis media; V. c. mg. = V. cordis magna; Au. d. = rechtes Herzohr, aus dem Fetflappen unterhalb desselben ist ein Stück herauspräpariert, so daß die A. circumflexa dextra und ihre Abzweigungen sichtbar sind; 1 kranialer, 2 kaudaler Ast der A. sulci longitudinalis sinistra; 3 kranialer Ast des Ramus descendens; 4 Abzweigung der A. circumflexa dextra für die mittleren Teile des Margo caudalis; 5 aufsteigende u. 6 absteigende Äste für das Atrium dextrum und den Ventriculus dexter; 7 zur V. cordis magna führende Venen

anastomosieren, konnte präparatorisch nicht festgestellt werden. Bis zur Abgabe der *A. circumflexa sinistra* (= *R. c.*) spaltet die linke Koronararterie einige kleine Äste für die linke Seite der Aorta ascendens, die kaudale Seite der *A. pulmonalis* und für die mediale Wand des linken Herzohres ab, um schließlich als *A. sulci longitudinalis sinistra* (= *R. d.*) im Sulcus longitudinalis sinister apikalwärts zu verlaufen. Dabei teilt sie sich in leicht gewundene Äste auf, die die kranialen Teile der linken Kammer versorgen und zum Teil mit der kranialen Abzweigung des Ramus descendens der rechten Koronararterie in der Incisura apicis cordis anastomosieren. Kurz nach ihrem Ursprung gibt die *A. sulci longitudinalis sinistra* zwei kleinere, etwa gleich große Äste ab, deren kranialer (1 in Abb. 2) sich in der ventralen Kammerhälfte in drei gleich starke Arterien verzweigt, von denen sich die mittlere sofort nochmals teilt. Der kaudale der zwei abgespaltenen Äste der *A. sulci longitudinalis sinistra* (2 in Abb. 2) verliert sich etwa in der Mitte der linken Ventrikelwand im Myokard.

Die etwas schwächere *A. coronaria cordis dextra* kommt aus der Aorta zwischen den Ansatzstellen der kranialen Semilunarklappe etwa Ende des zweiten Drittels der Strecke auf der Aortenwand vom linken zum rechten Ansatzpunkt, läuft an der Aortenwand schräg nach rechts oben, biegt nach Erreichen des rechten Ohres nach rechts unten um und zieht sich endlich auf der rechten Herzseite als *A. atrioventricularis dextra* s. *circumflexa dextra* im Sulcus coronarius entlang. In den Sulcus longitudinalis dexter gibt diese meist den Ramus descendens ab. Er teilt sich etwa in der Mitte der Herzkammerhöhe in zwei gleich starke Gefäße für die rechtsseitigen Kammerwandungen; das kraniale von den beiden (3 in Abb. 3) anastomosiert mit Abzweigungen der *A. sulci longitudinalis sinistra* (s. oben). Kurz nach dem Ursprung des Ramus descendens verschwindet noch ein Ast bald in die Tiefe des Myokards, der Ramus descendens anterior. Er versorgt den kranialateralen Bezirk der rechten Kammer. Die nun recht klein gewordene *A. circumflexa dextra* gibt schräg nach hinten unten noch einen Ast ab (4 in Abb. 3), der die mittleren Teile des Margo caudalis versorgt, um sich danach in Gefäßchen aufzuzweigen. Im Anfangsteil bis zum Einziehen in den Sulcus coronarius gibt die *A. coronaria cordis dextra* zunächst einige kleine Gefäße ab, die 1. an die rechte Seite der Aortenwand führen und 2. auf der medialen Fläche des rechten Herzohres sich verteilen; außerdem verlassen im Anfangsteil des Sulcus coronarius dexter

das Gefäß noch aufsteigende Äste (5 in Abb. 3) für das Atrium dextrum und absteigende Äste (6 in Abb. 3) für den Ventriculus dexter.

b) Kranzvenen

Vena cordis magna: Diese größte Herzvene kommt aus der Herzspitze (in Abb. 2 nicht völlig sichtbar), zieht sich zunächst auf dem Margo caudalis, dann auf der linken Kammerwand kaudal von den beiden etwa gleich großen Abzweigungen (1 und 2 in Abb. 2) der *A. sulci longitudinalis sinistra* und deren Aufspaltungen nach oben, in ihrem aufsteigenden Verlaufe zahlreiche andere Venen empfangend (7 in Abb. 2) und biegt, im Sulcus coronarius angelangt, nach kaudal um. In ihrem weiteren Verlauf wird sie zunächst von dem ventralen Rand des linken Herzhohres verdeckt, kommt wieder zum Vorschein, läuft um den Margo caudalis herum und mündet schließlich in den Sinus coronarius. Direkt vor der Einmündung erhält sie noch einen kleineren Ast, die *V. obliqua atrii sinistri*, die von der kaudodorsalen Wandung der linken Vorkammer herabkommt. Kraniolateral von der *V. cordis magna* (im Sinus coronarius) befinden sich noch zwei wesentlich kleinere Einmündungen, deren größere kraniale von der *V. cordis media* stammt, die fast senkrecht von der Herzspitze hochkommt, deren kleinere kaudale das Ende der *V. cordis parva* darstellt, die aus dem Sulcus coronarius dexter kommt.

Bei 25 % meiner Fälle weichen allerdings die Herzeigengefäße, besonders der rechten Herzseite, m. o. w. von der Norm ab: Wir finden dort einen mehr kaudalen Verlauf des Ramus descendens, der *A. coronaria cordis dextra* und der *V. cordis media* mit ihren Aufabelungen.

c) Thebesische Venen

Einmündungsstellen dieser kleinsten Herzgefäße (*Venulae*) lassen sich (Abb. 4 und 5) allenthalben feststellen. Ihre Größe, Dichte und Menge sind sehr verschieden und weisen starke individuelle Variationen auf. Im Atrium dextrum (in der Auricula sehr viele ganz kleine, aber auch im Sinus venosus und den Hohlvenen bis zur *V. azygos dextra* hinauf) sind überall mit bloßem Auge Foramina Thebesii im Endokard zu sehen. Bekanntlich (Spalteholz, 1934) wird das gesamte venöse Blut der rechten Vorkammerwand durch Thebesische Venen abgeleitet. Im Atrium sinistrum sind nicht so viele Thebesische Venen feststellbar. Größere Einmün-

dungsstellen fehlen vor allem an der linksseitigen Außenwand und im Herzohr. Infolge des Vorhandenseins der *V. obliqua atrii sinistri* (vgl. oben) wird nur ein Teil des venösen Blutes der linken Vorkammerwand unmittelbar in die Vorhoflichtung abgeführt. Im *Ventriculus dexter* lassen sich bis auf den venösen Teil des *Septum interventriculare* überall Thebesische Venen feststellen. Zahl und Größe stehen dabei, stark variierend, im umgekehrten Verhältnis zueinander. Die wenigsten *Foramina Thebesii* zeigt der *Ventriculus sinister*: Die wenigen Einmündungen sind gerade noch sichtbar. In dem Papillarmuskelendokard konnten keine *Foramina Thebesii* festgestellt werden. Während aus den Wandungen der rechten Herzkammer etwa die Hälfte des venösen Blutes durch Thebesische Venen abgeleitet wird, findet der Abtransport linkerseits nur zum allerkleinsten Teile durch solche statt (Unger, 1933).

5. Inneres (Abb. 4 und 5)

a) Die Vorkammern

Das *Atrium dextrum* ist auch im Inneren größer als das linke. Die deutliche *Crista terminalis*, die Vorhof mit Herzohr vom *Sinus venosus* trennt, beginnt an dem bei älteren Löwen stark ausgeprägten *Tuberculum intervenosum*, läuft dann nach vorn rechts als untere Begrenzung des *Ostium venae cavae cranialis* entlang und schlägt sich nach kaudodorsal auf die Vorkammerwand um, wo sie sich divergierend in zahlreiche *Mm. pectinati* (neuerdings als „*Trabeculae carnae* der Vorkammern“ bezeichnet) für die kranial gelegenen Vorhofs- und Herzohrwandungen aufteilt, bis sie schließlich mit der *Crista basalis* verschmilzt, die ebenfalls vom *Tuberculum intervenosum* nach kraniolateral sich erstreckt, das *Ostium atrioventriculare* umgibt und an der Vorkammerwandung oberhalb des *Sinus coronarius* endet. Die meisten *Mm. pectinati* des rechten Herzohres sind Verästelungen eines Muskelstranges, der, am weitesten rechts und lateral von der *Crista basalis*, laterodorsal aufsteigt und sich kranialwärts hühnerfußartig verzweigt. Verschiedene *Mm. pectinati* ziehen als Verstrebungen frei durch den Raum, einige als schwache, sehnige Fäden. Die dritte Muskelleiste, die *Crista intervenosa*, beginnt dorsomedial des *Sinus coronarius*, begrenzt das *Ostium venae cavae caudalis ventral* und läuft dorsal um die *Fossa ovalis* herum. Sie endet kaudodorsal am *Tuberculum intervenosum*. Von den drei Leisten ist von außen nur die



Abb. 4. Inneres der rechten Vorkammer und Kammer einer 5 Jahre alten Löwin (Fall 17)

Kr. P. = kranialer Papillarmuskel; R. k. P. = rechter kaudaler Papillarmuskel; S. P. = subarterieller Papillarmuskel; xxx Durchschnitte der Querbalken; C. cr. = Cuspid cranialis; C. s. = Cuspid septalis; C. c. = Cuspid caudalis; V. c. cr. = V. cava cranialis; V. a. d. = V. azygos dextra; V. c. c. = V. cava caudalis; S. c. = Sinus coronarius; T. i. = Tuberculum intervenosum; F. o. = Fossa ovalis; A. co. c. d. = A. coronaria cordis dextra. Der septale Klappenzipfel ist durch ein Wattepolster hervorgewölbt

Crista terminalis feststellbar, deren Verlauf sich ungefähr mit dem Sulcus terminalis deckt. Die Herzhohlrwandung ist dünn, an der dorsolateralen Seite durchscheinend. Am weitesten dorsal liegt an dem ebenfalls durchscheinenden Sinus venosus die Einmündungsstelle der V. azygos dextra.

Der Sinus coronarius liegt kraniomedial der V. cava caudalis in dem spitzen Winkel zwischen Crista intervenosa und Crista terminalis. In der Regel ist die Einmündung nicht durch eine Valvula Eustachii verschlossen (vgl. auch oben). Nur bei Fall 8 fand

sich eine *Valvula sinus coronarii* als 1,7 cm lange und 2 mm breite Falte.

Die in allen Fällen (außer bei dem jugendlichen Fall 1 mit einem etwa 1,5 mm großen Foramen ovale mit verschlußfähiger Klappe) verwachsene, schwach durchscheinende, flachgrubige *Fossa ovalis* s. *Pars membranacea fossae ovalis* weist besonders bei den Herzen der jüngeren Tiere zahlreiche kleine — etwa stecknadelkopfgroße — narbige Vertiefungen auf und einige größere (1—2), die am kraniodorsalen Rande desselben liegen und Hirsekorn-, ja Erbsengröße erreichen. Dorsal der *Fossa* befindet sich der m. o. w. ausgeprägte *Limbus fossae ovalis* s. *Vieussenii*, der bei den jüngeren Herzen besonders gut sichtbar ist.

Das große, ellipsenförmige *Ostium venosum dextrum*, das aus der Vorkammer in die Kammer führt, hat seine Stütze im *Anulus fibrosus*, der *Basis ventriculorum*.

Atrium sinistrum: Die im allgemeinen starkwandige und bedeutend muskulösere linke Vorkammer ist kleiner als die rechte (s. oben). Nur am Übergang der linken Vorkammer in das Herzohr und an einigen kraniolateralen Stellen finden sich *Mm. pectinati*, die zwar kurz, aber relativ stark sind, und die Stützen des linken Atriums bilden. Sonst ist die Innenoberfläche nahezu glatt. Die das Herzohr als muskulöse Basis begrenzende *Crista auricularis sinistra* verschmilzt mit der *Crista basalis* s. *atrioventricularis sinistra*, so daß sich etwa das Bild einer 8 ergibt. Die *Fossa ovalis* läßt sich von der linken Vorkammer aus nicht ohne weiteres erkennen, da sie sich meist von ihrer Umgebung nur relativ wenig abhebt. Das Foramen ovale persistens des Falles 1 ist durch eine Falte verschlossen. Kranial und etwas dorsal der *Fossa ovalis* erhebt sich stets eine Falte mit einem kranioventral oder kraniodorsal freien Rand, so daß eine von vorn unten bzw. vorn oben zugängliche Nische entsteht. Die Falte endet nach hinten dort an der Membran der *Fossa ovalis*, wo rechts die Vertiefungen (vgl. oben) sind. Nach vorn geht die Falte in die dorsale Vorkammerwand über (s. Abb. 5).

An der kaudodorsalen Vorkammerwand befinden sich die Einmündungen von drei großen Pulmonalvenenstämmen, von denen die kaudomediale die größte, die kaudolaterale die mittlere und die kraniolaterale die kleinste Öffnung ist. Die drei großen kommen aus verschiedenen kleineren Venen hervor, deren Zahl und Art der Einmündung sehr variabel ist. Das kegelstumpfförmige, vom

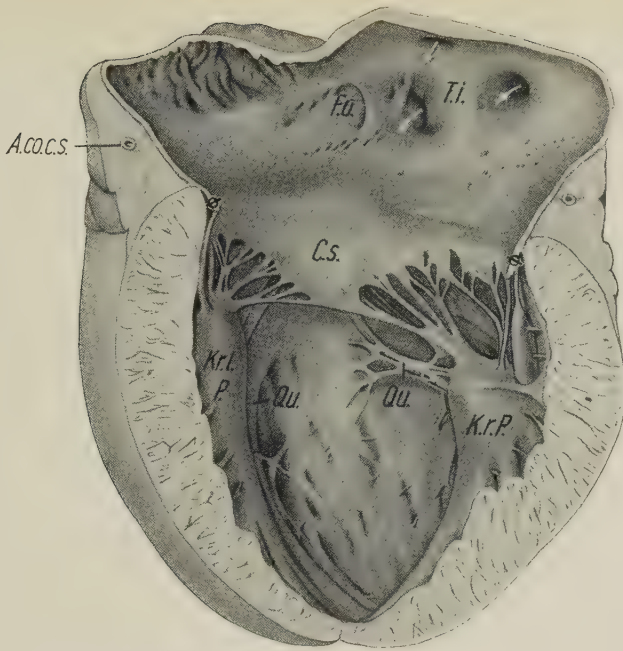


Abb. 5. Inneres der linken Vorkammer und Kammer eines 6 Jahre alten Löwen (Fall 5)

Kr. l. P. = kranialer linker Papillarmuskel; K. r. P. = kaudaler rechter Papillarmuskel; Qu. = Querbalkensysteme (das linke ist hier größtenteils nicht sichtbar); \emptyset = durchtrenntes Mitralissegel; C. s. = Cuspie septalis; F. o. = Fossa ovalis mit hier kranial offener Tasche; Wg = Einmündungsstellen der Vv. pulmonales; T. i. = Tuberculum intervenosum; A. co. c. s. = A. coronaria cordis sinistra

Septum her leicht eingedrückte Ostium venosum führt in den Ventriculus sinister.

Dorsal vom Septum interventriculare liegen kaudal vom Aortenursprung von der rechten Vorkammer aus leicht palpierbar die Herzknoepel. Meist kommen ein größerer linker und ein kleinerer rechter vor. Dann folgt, der Häufigkeit nach, der Herzknoepel in der Einzahl. Drei oder gar vier (nur einmal) Herzknoepel, die dann außerdem ganz klein sind, kommen nur ganz selten vor. Die größten Herzknoepel weisen über Erbsengröße auf. Die kleinsten festgestellten sind ungefähr hirsekorn groß. Ihre Gestalt ist ganz unregelmäßig, häufig jedoch etwa tetraederförmig.

b) Die Kammern

Im Ventriculus dexter ergibt eine parallel zur Kammerbasis in halber Höhe der Kammer gelegene Schnittebene einen Lichtungs-

querschnitt, der dem ersten Viertel der Mondsichel ähnelt. Apikalwärts verjüngt sich die ohnehin schon schwache Außenwand, besonders bei jüngeren Tieren, merklich (vgl. Tabelle 6 mit Übersicht der Wandstärke von linker und rechter Herzkammer und der Verhältnisse von Umfang zu Durchschnittswandstärke derselben Kammer). Die Wandstärke der linken nimmt im Verhältnis zur rechten Kammer mit dem Alter zu. Die Verhältniswerte von Umfang zu Kammerwandstärke zeigen zwischen links und rechts Differenzen vom Doppelten bis Dreifachen; d. h., die Wand der rechten Kammer ist bis über dreimal (besonders bei Fall 19: 3,46 mal) schwächer als die der linken.

Die Fleischbalken sind nicht sonderlich zahlreich und stellen Muskelstränge unterschiedlichen Querschnitts dar, die in der Haupt-

Tabelle 6

Fall	Linke Kammer				Rechte Kammer			
	Dickste Stelle in mm	Dünkste Stelle in mm	Durchschnitts- stärke in mm	Verhältnis	Dickste Stelle in mm	Dünkste Stelle in mm	Durchschnitts- stärke in mm	Verhältnis
1	4,2	0,8	2,5	14,00	3,7	0,5	2,10	25,714
2	11,2	3,1	7,15	17,063	7,2	3,4	5,30	17,358
3	10,7	2,3	6,5	16,154	4,6	1,8	3,20	49,375
4	19,3	7,4	13,35	10,337	8,9	5,1	7,00	22,000
5	18,4	9,2	12,30	11,138	5,2	3,6	4,40	32,054
6	16,8	6,2	11,50	13,565	5,4	3,7	4,55	42,189
7	17,7	6,1	11,90	11,603	6,3	4,1	5,20	35,385
8	5,7	2,0	3,85	16,100	4,7	1,8	3,25	21,538
9	10,1	2,2	6,15	17,398	4,4	1,7	3,05	52,787
10	19,2	7,5	13,35	10,487	9,8	6,0	7,90	22,025
11	19,0	7,2	13,10	10,382	9,4	6,0	7,70	21,818
12	14,0	6,1	10,05	11,443	8,6	5,0	6,80	21,324
13	14,3	6,0	10,15	11,232	8,7	5,2	6,95	20,863
14	10,0	2,4	6,20	13,871	4,6	1,5	3,05	29,180
15	10,5	2,4	6,45	17,829	4,5	2,0	3,25	38,154
16	17,4	6,3	11,85	9,114	6,8	4,0	5,40	29,815
17	19,3	7,5	13,40	10,075	9,7	6,4	8,05	23,230
18	17,3	6,4	11,85	13,249	6,7	4,4	5,55	32,072
19	19,7	6,3	13,00	12,692	6,0	3,2	4,60	43,913
20	17,5	6,6	12,05	10,622	6,9	4,5	5,70	27,018
21	17,1	6,0	11,55	12,987	8,1	5,0	6,55	29,618
22	18,3	6,2	12,25	10,939	8,0	5,1	6,55	28,855

sache longitudinal und schräg apikalwärts verlaufen. Kleinere finden sich unter dem kranialen und kaudalen Segel, in der sogenannten Kammernische, am linken kranialen und am rechten kaudalen Übergang des Septums in die Außenwand. Untereinander sind die einzelnen Trabekel, zwischen denen sich kleine Rinnen und Buchten einfurchen, hin und wieder durch sehnensähnliche und muskulöse kleinste „freie Stränge“ verbunden. Nahezu frei von trabekulären Verstrebnungen sind die kraniodorsalen Teile am Ostium arteriosum.

Der *M. papillaris cranialis*, der größte der drei Papillarmuskeln, fußt zwar in der Außenwand, hat aber zur Bodenrinne meist trabekuläre Beziehungen, indem er, mit dem *M. transversus* eng verwachsen, ein kräftiges zwischenständiges Muskelgeflecht bildet. In der Regel eingipflig, stellt er einen Spitzkegel dar, von dem (individuell variierend) 5–14 teils haardünne, teils stärkere Sehnenfäden meist an die *Cuspis cranialis*, in geringerer Zahl an die *Cuspis caudalis* und an eventuelle Nebensegel ziehen.

In Fall 9 und 10 teilt sich der Warzenmuskel in drei kleinere, hintereinander liegende Gipfel, deren mittlerer bei Fall 9 der größte, bei Fall 10 der kleinste ist. Der kraniale und der kaudale Gipfel sind beidemale nahezu gleich groß. Das von jenem Gipfel aufsteigende Chordensbündel ist dabei stärker. Bei Fall 3 und 17 teilt sich der *M. papillaris cranialis* gleich über seinem Sockel in zwei selbständige Glieder; die Chorden des kranialen größeren, das bei Fall 17 mit zwei Gipfeln endigt, leiten zum kranialen, die des kaudalen zum kaudalen Segel. Die drei Sehnenfäden des anderen Teiles gehören bei Fall 17 zu einem Nebensegel.

Der lange, schlanke oder kurze, gedrungene *M. transversus* zieht schräg vom Septum her zum kranialen Rand des kranialen Papillarmuskels. Bei Fall 3 entläßt er mehrere schwache sehnig-muskulöse Stränge, kurz vor seinem Übergang in die Außenwand, an das Septum. In etwa der Hälfte aller Fälle entspringen aus seinem kaudodorsalen Rand zahlreiche kleine Sehnenfäden, die an die kranialen Partien des freien Randes der septumständigen Klappe und an deren *Facies septalis* führen.

Der *M. papillaris subarterialis* liegt als der kleinste der drei Papillarmuskeln septal schräg hinter dem Ostium arteriosum dextrum und etwas unterhalb der *Crista supraventricularis*. Im allgemeinen ist er eingipflig; bei Fall 5, 11, 12, 13 und 20 jedoch weist er zwei und bei Fall 22 gar drei Fortsätze auf. Bei Fall 5 zieht sich vom kranialen Rand des medialen Gipfels ein 2 mm starker und 7 mm langer Muskelstrang nach kraniomedial an das Septum. 4–11 Chorden

gehen vom subarteriellen Papillarmuskel an das septale und kraniale Segel, wobei letzteres die stärkeren und längeren erhält.

Der in der Regel septal (in der sogenannten Kammernische) gelegene *M. papillaris caudalis* fußt bei Fall 1 und 16 zwischenständig und ist bei Fall 20 sogar außenwandständig. In den meisten Fällen läßt er sich bis in die spitzwinklige Bodenfurche verfolgen. Nur in 7 Fällen (2, 5, 9, 12, 13, 15 und 20) stellt er einen einheitlichen Kegel dar, der sich allerdings bei Fall 2 in drei und bei Fall 5 in vier kleinere Gipfel aufteilt. Sonst setzt er sich aus zwei (neunmal) oder gar drei (sechsmal) selbständigen Kegeln zusammen, deren Sockel oft nur kaum wahrnehmbar miteinander verbunden sind.

Bei Fall 13 besteht der einheitliche Kegel aus zwei kräftigen Muskelsträngen, die beide vom Septum ausgehen, sich aber erst außerhalb des Septumniveaus vereinigen, so daß ein bleistiftstarker, fast gleichseitig-dreieckiger Durchgang entsteht. Die Chorden gehen bündelweise in sehr wechselnder Anzahl als schwächliche Sehnenfäden an die *Cusps* septalis und caudalis und an die septale Fläche der ersteren. Der *M. papillaris caudalis* ist also der am meisten (sozusagen individuell) variierende rechtskammerige Papillarmuskel.

Abgesehen von den üblichen septalen Wärrchen, die ihre kurzen Chorden an die *Cusps* septalis abgeben, sah ich in drei Fällen akzessorische Papillarmuskeln: Bei Fall 4 entspringt einer am Septum, 2 cm über der Bodenfurche zwischen *M. transversus* und rechtem kaudalen Papillarmuskel; er ist 2,8 cm lang und sehr schlank; er entläßt von seinem Gipfel drei Chordbündel: ein laterales mittleres aus der Spitze, medial etwas darunter ein vorderes und hinteres. Ein zweiter akzessorischer Papillarmuskel sitzt in der Außenfläche hinter dem kranialen Papillarmuskel gegenüber dem ersten; er ist ebenso lang, aber nur $\frac{1}{3}$ so stark; sein einziges Chordbündel erreicht die Außenfläche des Zwischensegels kurz vor dessen Ansatz. Bei Fall 15 setzt sich der akzessorische Papillarmuskel aus zwei Säulen zusammen, die am Septum zwischen dem *M. transversus* und dem kaudalen Papillarmuskel entspringen und deren vordere etwas stärker ist; der Durchgang zeigt im Querschnitt ein etwa gleichschenkliges Dreieck, dessen Basis 7 mm und dessen lichte Höhe 1,5 cm beträgt; am kranialen Rande geht, kurz hinter der Vereinigung, ein starkes Sehnenbündel ab, das an ein Zwischensegel führt; aus der Spitze zieht ein etwas stärkeres Chordbündel zum kranialen Ende des hinteren Segels. Eine ähnliche Abnormität findet sich bei Fall 19: Nur vereinigen sich die beiden Säulen, deren kaudale wesentlich größer ist, nicht, sondern entlassen ihre Sehnenbündel vorher, die ein Nebensegel zwischen dem kranialen und kaudalen Segel am freien Rand (vordere Säule) und an der Außenfläche (hintere Säule) versorgen.

Die *Chordae tendineae* sind nach Stärke und Länge sehr verschieden. Meistens teilen sich ihre Bündel ungefähr auf halbem Wege in zahlreiche Fäden auf. Betreffs der direkten Sehnenfäden vergleiche oben.

Die *Valvula tricuspidalis* besteht in der Hauptsache aus den beiden etwa gleich großen Segeln (*Cuspid cranialis* und *Cuspid medialis* s. *septalis*) und dem etwas größeren Segel (*Cuspid caudalis*). Besonders zwischen dem ersten und dem letzten finden sich häufig Nebensegel (s. oben). Die Segelmembranen sind kräftig, durchscheinend, haben einen grau- bis braunweißlichen Farbton und werden zum freien, leicht wulstig verdickten Rande hin dünner. Die fächerförmigen Chorden durchsetzen die Segel als Rippen.

Die *Valvulae semilunares*, eine linke und eine rechte kraniale und eine kaudale Klappe, bilden tiefe Taschen. Bei jungen Tieren hauchdünn, durchsichtig und von bläulichweißem Farbton, werden sie im Alter dicker, durchscheinend und bekommen bräunliche Töne. Am leicht verdickten freien Rand vereinigen sich (besonders bei den älteren Herzen) longitudinale Faserbündel zu den *Noduli Arantii*.

Die Verhältnisse des *Ductus Botalli obliterated* wurden bereits beschrieben.

Die Lichtung des *Ventriculus sinister* hat die Gestalt eines bilateral-komprimierten, spitzen Kegels; das konkave Septum trifft kranial und kaudal die Außenwand in spitzem Winkel. Über ihre apikale Verjüngung vergleiche Tabelle 6 und Abb. 5.

Die Trabekel sind spärlicher als rechts und nicht frei, sondern mit dem Septum, besonders in dem apikalen Drittel, als längsverlaufende muskulöse (sogenannte Relief-) Balken verschmolzen. Untereinander sind sie durch kleine, sehnige, freie Stränge verbunden.

Der *M. papillaris cranialis* s. *sinister* ist der größte und kommt aus dem apikalen Drittel der Außenwand hervor und endet im oberen Drittel der Außenwand entweder ein- oder zweigipflig mit hirsekorn- bis erbsengroßen warzenähnlichen Erhebungen für die Chordenbündel.

Der etwas niedrigere und kleinere *M. papillaris caudalis dexter* ist mit der Außenwand ebenfalls nur bis zur halben Kammerhöhe verwachsen und nimmt fast die gesamte Breite der kaudalen Außenwand ein; er entspringt dort aus 2–3 Muskelsträngen im apikalen Drittel und endet mit einem etwas wuchtigeren Gipfel als der linke; er besitzt kaudal noch 1–3 gerstenkorn- bis dattelnkerngroße Papillen und ist meist mit dem Septum nach kranio-medial durch ein geflechtbildendes Querbalkensystem verbunden (vgl. unten).

Die *Mm. transversi* entspringen je dicht unterhalb der Basis *ventriculorum* am Septum als muskulöse, öfters scheinbar sehnige

Geflechte. Beide Querbalkensysteme sind weniger kompliziert als in der rechten Kammer. Das Querbalkensystem des linken kranialen Papillarmuskels füllt fast vollständig den Raum zwischen Septum, Außenwand und dem Papillarmuskel netzartig aus; das des rechten kaudalen ist meistens weniger ausgebreitet, die einzelnen Querbalken sind jedoch stärker. Geringgradige Verschmelzungen beider Systeme sieht man nur vereinzelt.

Ein akzessorischer Papillarmuskel liegt bei Fall 12 zwischen den beiden großen Papillarmuskeln und teilt sein Chordenbündel in drei 5 mm lange Sehnenfäden auf, die als Chorden dritter Ordnung an die am weitesten kaudolateral gelegene Ansatzlinie der außenwandständigen Klappe führen.

Die sehr muskelstarke Kammerscheidewand übertrifft in halber Herzkammerhöhe sogar die Wandstärke der linken Kammer. Unterhalb der Cuspis septalis der linken und der rechten Kammer ist sie zwar etwas schwächer, aber nie membranös.

Die Chordae tendineae sind stärker als in der rechten Kammer. Ihre Zahl beträgt 4–10. Im allgemeinen sind die Chorden des kaudalen rechten Papillarmuskels stärker, länger und zahlreicher als die des linken, dessen Chorden sich sofort nach ihrem Ursprung verzweigen (vgl. Abb. 5).

Die Valvula bicuspidalis besitzt Andeutungen von Nebenzipfeln. Die durchscheinenden Membranen ihrer Segel sind dicker und größer als rechterseits. Auf ihrer Unterseite sieht man die gerüstartigen Verstrebungen der Chordae tendineae.

Die Valvulae semilunares aortae (eine kraniale und je eine rechte und linke kaudale) sind bedeutend stärker und weniger durchscheinend als die Halbmonde der A. pulmonalis und weisen an ihrem etwas verdickten Rand (bei den älteren Herzen) ebenfalls Noduli Arantii auf. — Über die Kranzarterien vergleiche oben.

Schrifttum

- Zwecks Raumersparnis sei auf das in der 18. Auflage des Ellenberger-Baumschen Handbuches gegebene Literaturverzeichnis (bis 1943) und folgende Spezialarbeiten hingewiesen, die weitere Literaturangaben enthalten: Ackerknecht, Eb.: Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1918.
 Lechner, W.: Anat. Anz. **92** (1942).
 Siehert, E.: Dissertation Budapest 1935.
 Simić, Vl.: Morph. Jb. **82** (1938) und Diss. Leipzig 1938.

Dr. Hans-Joachim Schiller,
 Taucha, Krs. Leipzig, Am Schmiedehöfchen

Buchbesprechung

J. Millot et J. Anthony, Anatomie de *Latimeria chalumnae*. Tome I. Squelette, Muscles et Formations de soutien. 122 Seiten, 30 Textabb., 80 Kunstdrucktafeln. Paris 1958. Preis: 9800 fr.

Als Teilnehmer der Expedition Napoleons gegen Ägypten (1798—1799) entdeckte Geoffroy Saint-Hilaire 1799 den Nilflosselhecht (*Polypterus bichir*), der von Th. H. Huxley den *Crossopterygier*n zugeordnet wurde, später dann von E. S. Goodrich seinen gültigen Platz als palaeonisciformer *Actinopterygier* bekam. 1871 überraschte A. Günther die zoologische Welt mit der damals sensationellen Entdeckung eines lebenden Vertreters der bis dahin für ausgestorben gehaltenen Gattung *Ceratodus*, die zu den Lungenfischen gehört. Nicht minder sensationell und an Bedeutung den vorhergehenden Funden ebenbürtig war der Fang eines lebenden *Coelacanthiden*, eines Seitenzweiges der *Crossopterygier*, der mit dem Ausgang der Kreidezeit verloschen zu sein schien, am 22. Dezember 1938. Mit dem Auffinden dieses Tieres, das zu Ehren von Miß Courtenay-Latimer, Museumskuratorin in Südafrika, *Latimeria chalumnae* Smith genannt wurde, sollte sich erneut das Wort des genialen Johannes Müller (1846) bestätigen: „Wie wichtig die Kenntnis der untergegangenen fossilen Tiergeschlechter für die natürliche Klassifikation der Tiere überhaupt und insbesondere auch der lebenden Welt geworden ist, davon liefert kein Zweig der Naturgeschichte einen augenfälligeren Beweis als die Ichthyologie.“

Von dem ersten Fang der *Latimeria*, der 1½ m lang, 58 kg schwer, hellblau mit stahlblauen Augen und völlig öldurchtränkt war, blieb infolge widriger Umstände nicht viel mehr als die Haut übrig. In den vergangenen 20 Jahren konnten nach und nach insgesamt 12 Exemplare der neuen Gattung erbeutet werden, die als C 1—C 12 numeriert wurden und mehr oder minder gut bis vollständig erhalten werden konnten. C 1+C 2 führte der Erstbeschreiber J. L. B. Smith in die Literatur ein. C 3—C 12 standen den Verfassern dieses hier zu besprechenden großangelegten Werkes zur Verfügung. Die Tiere — meist in gutem Zustand, verschiedener Größe, die Mehrzahl adult oder subadult, 7 ♂♂, 3 ♀♀ — sind bei den Komoren-Inseln gefangen worden, erhielten an Ort und Stelle eine massive Formolinjektion und kamen anschließend in ein Formol-Bad.

Unter dem Titel „Troisième Coelacanthé“ ist von gleichen Verf. 1954 eine Übersicht über die äußere Gestalt und über den Fang des berühmten Fisches vorausgegangen. Der vorliegende Band enthält die ausführliche Beschreibung des Skelettes und der Muskulatur. Die Bearbeitung des Nervensystems ist von Millot und Anthony so gut wie abgeschlossen und für den nächsten Band vorgesehen, weitere Bände sollen folgen. Für die Bearbeitung des Bewegungsapparates wurden die Fische sorgfältig präpariert. Für die Behandlung spezieller Fragen des Kopfproblems sind die Köpfe zweier

Exemplare in Transversalschnitte (Gefrierschnitte) von 3,5 mm Stärke und Sagittalschnitte von 2 cm Stärke zerlegt.

Wenn auch die Fachwelt, besonders die Palaeozoologen, in erster Linie die Lösung spezieller Fragen hinsichtlich der Anatomie der fossil nicht erhaltenen Weichteile des Crossopterygiertypus von einer genauen Analyse des *Latimeria*-Bauplans erwartet (und deshalb mit Recht auf die weiteren Veröffentlichungen der Autoren gespannt ist), so bringt infolge der detaillierten und außerordentlich sorgfältigen Behandlung der Untersuchungsobjekte auch schon die Kenntnis des Skelettes eine Reihe von unerwarteten Befunden, notwendige Ergänzungen unseres bisherigen Wissens und Klärung mancher Zweifelsfragen. Aus der Fülle der Einzelbeschreibungen können nur einige wichtige der neu gewonnenen Erkenntnisse gestreift werden.

So ist die schon von Watson 1925 gefundene intrakranielle Artikulation bei den Crossopterygiern auch bei *Latimeria* ausgebildet und das genaue Studium der Artikulationsflächen, der Bandapparat und der Muskulatur ermöglichten die Klärung der funktionellen Versetzungen des Vorderschädels gegenüber dem Hinterschädel. Es handelt sich dabei um Schubladenbewegungen, wobei die Chorda dorsalis dank ihrer Elastizität die Rolle eines verbindenden elastischen Bandes übernimmt. Diese Erkenntnis ist von Bedeutung für das Studium der Schädelkinetik bei primitiven Tetrapoda, die ja diese Schädelbewegungen von den Crossopterygia geerbt haben. Mangels embryologischen Materials wissen wir bisher nichts über eventuelle Fusionen oder Eliminationen der Hautknochen (oder auch einer Kombination von beiden) in diesem Bereich. *Latimeria* läßt hier eine Regression der Hautausrüstung erkennen, die insbesondere das Supraorbitale und die Knochenplatten der Wangen (*Praeoperculum dorsale*, *Praeoperculoquadratojugale*) betrifft.

Bei der Analyse der Hohlräume des Vorderschädels gehen Verf. betont auf die Ethmoidal-Region ein. Hier liegt in einer mittleren Höhle der von ihnen 1956 schon ausführlich behandelte Rostralapparat (vgl. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 11, 381—389), ein bisher noch unbekanntes Sinnesorgan. Die Höhle ist ganz von Knorpel umgeben, liegt über den Nasenhöhlen, den olfaktorischen Kanälen und der internasalen Scheidewand und mit ihrem kaudalen Teil auch über der Hirnhöhle. Verf. glauben sicher annehmen zu können, daß nicht nur *Latimeria*, sondern auch die fossilen Coelacanthidae den Rostralapparat besessen haben. Bei allen anderen rezenten Vertebraten gibt es dazu kein Homologon.

Nachdem das Schädel skelett von *Latimeria* eine eingehende und klare Beschreibung erfahren hat, vermögen Millot und Anthony in weit ausholenden vergleichend-anatomischen Untersuchungen die besondere Problematik der fossilen Coelacanthiden an Hand ihrer erhobenen Befunde weitgehendst zu klären. Besonders die Fragen über den Konstitutionstyp der Schädelbasis, die Rolle der sphenoidalen Condylen, die Zahl und die Topographie der occipitalen Elemente, die Beziehung der Chorda zum basikranialen hinteren Fenster und anderes mehr werden in diesen Vergleichen eingehend behandelt.

Bei der Untersuchung des Visceralskelettes ergaben sich neue Befunde über das Urohyale. Während Stensio (1921) bei *Wimania* dieses Skelett-

stück als Hautknochen (wie bei den Teleostiern) ansieht, Jarvik es dagegen nach dem Studium von *Nesides* aus enchondraler Verknöcherung hervorgehend angesehen wissen will (wie bei *Eusthenopteron* oder *Polypterus*), konnten Verf. an Hand von Röntgenuntersuchungen nachweisen, daß das Urohyale bei *Latimeria* sich aus 2 Elementen zusammensetzt. Ein axialer Knochen mit artikulierender Epiphyse, enchondral entstanden, ist von einem zweiten Element vollständig scheidenartig umgeben.

Am postkranialen Skelett ist bemerkenswert, daß *Latimeria* eine vollständige fibro-elastische „integrale“ Chorda als Achsenskelett hat, die im frischen Zustand roséfarben ist und vom Basisphenoid bis zum supplementären Lappen der Schwanzflosse zieht. Ihre Kopfparte ist bedeutungsvoller als bei allen anderen rezenten Vertebraten: sie nimmt die enorme cerebrale Fossa ein und liegt zwischen Basisphenoid und Basisoccipitale ganz frei. Nach Ansicht der Autoren ist es nicht sehr zweifelhaft, daß fossile Formen eine andere Chorda hatten. So besteht auch ein Unterschied zu den Rhipidistidae, die regelmäßig Interzentren besaßen.

Hinsichtlich des Flossenbaues sind aus der Fülle der erhobenen Befunde nach Ansicht des Ref. zwei Erkenntnisse von Gewicht. 1. Die Stellung der hinteren Dorsalflosse wandert in folgenden 4 Gruppen immer mehr nach vorn: *Diplurus*, *Coelacanthus* — *Latimeria*, *Whiteia*, *Undina*, *Macropoma*, *Rhabdoderma* — *Piveteaui* — *Laugia*. 2. Die Variabilität des Mittellappens der Schwanzflosse ist so groß, daß nicht 2 Exemplare mit gleicher Ausbildung angetroffen worden sind. Die mehr oder minder starke Reduktion dieses supplementären Lappens führte zur unnötigen Aufstellung der Gattung *Malania* durch Smith. Gerade bei der weitreichenden Bedeutung der *Latimeria*-Funde wäre doch eine größere Zurückhaltung in der Namengebung am Platze gewesen! *Malania anjouanae* ist deshalb einzuziehen.

Mit der gleichen Sorgfältigkeit wie das Skelett wird auch die Muskulatur behandelt. Hier überrascht, daß für die intrakranielle Artikulation der *Musc. subcephalicus* keinen direkten Antagonisten besitzt. Verf. vermuten ihn im *Musc. coracomandibularis* als einzigen Mandibel-Senker. Nach Kenntnis der Verhältnisse der *Latimeria* wäre demnach ein *Musc. subcephalicus* vielleicht auch bei den Rhipidistidae zu vermuten. Ferner bringt gerade die minutiöse Behandlung der Flossenmuskulatur mit ihren Hebern, Senkern, Ab- und Adduktoren, Pro- und Supinatoren unser Verständnis für die Ausgangssituation der Tetrapodenextremität ein erhebliches Stück weiter. So fanden die beiden Autoren z. B. eine Rotation der Brustflossen normalerweise von 180° und vergleichend-anatomisch eine besondere Übereinstimmung der Verhältnisse von *Latimeria* mit *Laugia*. Verglichen mit den fossilen Formen hat *Latimeria* eine beträchtliche Länge der freien Flossen. Wenn die Autoren hieraus aber auf eine Akromegalie schließen, so scheinen sie mir in der Entdeckerfreude über das Ziel hinausgeschossen zu sein. Insgesamt erweist sich *Latimeria* als ein durchaus triassischer Typ und als nicht sehr entfernt von den fossilen *Coelacanthiden*.

Man weiß nach dem Studium dieses sehr bedeutenden Werkes nicht, was man mehr bewundern soll: die ungeheure Arbeitsleistung der Autoren, die methodisch geschickte Anordnung des Stoffes, die souveräne Beherrschung der Literatur oder die hervorragende Bebilderung. Angesichts dieser heraus-

gestellten Vorzüge des Buches sind die kritischen Bemerkungen von untergeordneter Bedeutung. Ref. hätte sich bei den die Photographien erläuternden Skizzen die Beschriftung der Skelettelemente zur Hervorhebung gegenüber den Detailstrukturen unterschiedlich gedruckt gewünscht. Die Übersicht ist durch die gleichmäßige Druckstärke und die vielen Abkürzungen erschwert. Hin und wieder ist ein Seiten- oder Tafelhinweis daneben geraten. Bei 80 wunderbaren Tafeln, 109 Textseiten, 92 Literaturangaben und 5 Seiten Abkürzungserklärungen nimmt das aber nicht wunder. Ungewöhnlich wie das Untersuchungsobjekt ist auch das Format (35×27 cm) und die ausgezeichnete Aufmachung des Buches. Für die Bibliotheksregale ist das rechteckige Format zu sperrig. Unschätzbarer Vorteil dürfte aber die unabhängig vom Text in einem gleichgroßen und -starken Atlas zusammengestellte Bildfolge sein. Textteil und Atlas sind dennoch gemeinsam gebunden.

Auf dem XV. Internationalen Zoologenkongreß in London war *Latimeria* im Original zu sehen, und der letzte Textvortrag war ein Bericht der beiden Hauptbearbeiter Millot und Anthony über den neuesten Stand der *Latimeria*-Probleme. Der hier vorliegende erste Band der Anatomie dieses lebenden Fossils ist eine würdige Dokumentation der bisher erarbeiteten Erkenntnisse!

Doz. H.-A. Freye, Halle (Saale)

Das postnatale Lungenwachstum (Untersuchungen an der Albinoratte)

Von

H. J. Clemens, H. R. Rufer und J. Thierfelder

Mit 1 Abbildung und 4 Tabellen

(Eingegangen am 8. Dezember 1958)

Einleitung

In einer der ersten Arbeiten über das postnatale Lungenwachstum hatte Koelliker (1897) die Meinung vertreten, daß die Lunge nach der Geburt nur durch Dehnung der „lufthaltigen Gangsysteme“, d. h. hypertrophisch, wachse. Zahlreiche Untersuchungen der Folgezeit¹ brachten dann eine Reihe von Theorien über dieses Problem, die wenig Einheitlichkeit aufweisen. Doch glaubte bereits Broman (1923), Heiss (1923, 1936), Thiemann (1936), Hilber (1947), Engel (1950), Short (1950, 1952) u. a. an die Möglichkeit eines hyperplastischen Lungenwachstums nach der Geburt, d. h. an eine echte Vermehrung der „lufthaltigen Gangsysteme“.

Folgende grundsätzlich verschiedene Wege wurden zur Lösung dieses Problems beschritten:

1. Bestimmung der „Lungengröße“ durch metrische Methoden, die das Ausmaß des Lungenwachstums und den zeitlichen Ablauf erfassen.
2. Histologische Methoden zur Erfassung des Wachstumsmodus und des Ortes.
3. Experimentelle Untersuchungen über das regenerative Lungenwachstum.
4. Klinische Funktionsproben.

¹ Zusammenfassende Literatur: Heiss (1936), Marcus (1937), Engel (1950), Clemens (1955), Dingler (1958), Rufer (1958), Thierfelder (1958).

Menschliches Untersuchungsmaterial steht für diese Fragestellung verständlicherweise nicht in ausreichender Menge zur Verfügung. Wir sind daher vorwiegend auf die Untersuchung kurzlebiger Laboratoriumstiere angewiesen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß sich die Tiere, je nach Art und Stand der Entwicklung zum Zeitpunkt der Geburt unterschiedlich verhalten. Es wäre daher zweckmäßig, alle Beobachtungen an der gleichen Tierart vorzunehmen.

Da es sich gezeigt hat, daß die postnatalen Altersveränderungen unmöglich dem kalendermäßigen Alter der Tiere gleichzusetzen sind, ist die Bestimmung des „physiologischen Alters“ der Tiere für diese Untersuchungen erforderlich.

Clemens (1955, 1956) untersuchte das postnatale Lungenwachstum bei der Wanderratte auf metrischem Wege, von der Vorstellung ausgehend, daß bei einem echten Lungenwachstum (Hyperplasie) die „lufthaltigen Gangsysteme“ von der Geburt an einen Zuwachs erfahren müssen, der durch Bestimmung des Lungenluftvolumens ermittelt werden könnte. Hierzu verwendete er die Volumenmeßmethode nach Mertz (1936), die das Boyle-Mariottesche Gesetz zur Grundlage hat. Gemessen wird das maximale Lungenluftvolumen bei maximaler Inspirationsstellung innerhalb des geschlossenen Thorax. Das „physiologische Alter“ der Wanderratte wurde an Hand von histologischen Untersuchungen der Gonaden sowie von biologischen Lebensvorgängen bestimmt.

Clemens kommt zu dem Ergebnis, daß bis zum Ende des ersten Drittels der Jugendzeit bei der Wanderratte vorwiegend ein hyperplastisches Lungenwachstum erfolgt, während in den nachfolgenden Perioden das Wachstum durch Dehnung (Hypertrophie) der bis dahin gebildeten Formelemente bestimmt wird.

In Ergänzung dieser Arbeiten führte Thierfelder (1958) weitere Untersuchungen über das postnatale Verhalten der anatomischen Lungenvolumina, der Lungenfrisch- und -trockengewichte an der Albinoratte durch. Gleichzeitig ermittelte Rufer (1958) am selben Tiermaterial das Wachstum des Thorax und des Zwerchfelles, um auch über das postnatale Verhalten der natürlichen Begrenzung der Lunge einen Anhalt zu gewinnen.

Die Untersuchungen über das postnatale Lungenwachstum auf metrischer Basis sollen mit der vorliegenden Arbeit fortgesetzt

werden. Wir ermittelten wiederum am selben Tiermaterial (Albinoratte) die Maximalkapazität, das Gewebsvolumen, den hyperplastischen bzw. hypertrophischen Wachstumsanteil in den verschiedenen Entwicklungsstufen und das Volumen des Thoraxinnenraumes. Dadurch ist eine weitere Lücke in der Problematik des postnatalen Lungenwachstums geschlossen worden. Die neugewonnenen Untersuchungsergebnisse gestatten einen Vergleich der einzelnen Wachstumsgrößen¹ miteinander, der vorher nicht möglich war.

In den erwähnten Arbeiten (Clemens, Rufer, Thierfelder) sind die Problemstellung, das Material und die Methoden sowie die Begriffsbestimmungen ausführlich diskutiert und mit der vorhandenen Literatur² verglichen worden. Wir haben deshalb bewußt auf eine wiederholende Darstellung dieser Grundlagen verzichtet.

Befunde

Der postnatale Zuwachs des maximalen Lungenluftvolumens

Die absoluten Meßwerte des maximalen Lungenluftvolumens für die einzelnen physiologischen Altersstufen betragen:

	Wanderratte cm ³	Albinoratte cm ³
am Tage der Geburt	1,5	1,9
am Ende der Säuglingsperiode	11,0	16,0
am Ende der Jugendzeit	20,6	32,5
am Ende der Reifungsperiode	35,0	36,0
am Ende der Höhe } männlich	62,0	50,7
des Lebens } weiblich	50,0	44,0

Bei der Albinoratte sind die Werte anfangs größer, in der Höhe des Lebens dagegen kleiner als bei der Wanderratte. Hierbei muß berücksichtigt werden, daß die einzelnen physiologischen Entwicklungsperioden beider Tierarten unterschiedlich lang sind und daß

¹ Maximalkapazität der Wanderratte, anatomisches Lungenvolumen Lungenfrisch- und -trockengewichte, spezifisches Gewicht der Lunge, Tiefen- und Breitenmaße des Thorax, Zwerchfellgröße.

² Die Arbeit von Dingler (1958) über das postnatale Lungenwachstum bei der Hauskatze haben wir erst nach Drucklegung der Arbeiten von Rufer und Thierfelder erhalten. Wir werden deshalb an geeigneter Stelle darauf eingehen.

Tabelle 1

Absolute und Index-Mittelwerte der Lungenmaximalkapazität (V_x)
(Tiermaterial insgesamt)

Körper- gewicht in g	Wanderratte (Clemens, 1955)		Albinoratte		Bemerkungen
	V_x in cm ³	V_x bezogen auf Körper- gewicht = 100	V_x in cm ³	V_x bezogen auf Körper- gewicht = 100	
5— 20	3,5	25,6	3,1	28,0	
21— 40	8,7	29,6	9,0	28,2	
41— 60	14,2	27,2	15,4	28,2	
61— 80	15,9	22,8	17,8	25,8	
81—100	19,9	22,8	23,6	25,7	
101—120	22,0*	19,3*	29,3	26,3	* nur
121—140	24,6	19,4	31,9	24,1	Weibchen
141—160	27,0	18,8*	35,0	23,4	* nur
161—180	34,8	20,2	35,0	21,2	Weibchen
181—200	34,9	18,5	37,3	19,6	
201—220	41,0	19,6	39,2	18,7	
221—300	47,9	19,4	44,3	17,7	
über 301	63,7**	18,2**	—	—	** nur Männchen

das Körpergewicht der Albinoratte bis zur Höhe des Lebens größer ist als das der Wanderratte (vgl. Thierfelder). So hat z. B. die Wanderratte am Ende der Jugendzeit ihr Geburtsgewicht um das 22,7fache, die Albinoratte um das 29fache vermehrt. Am Ende der Reifungsperiode ist der Gewichtsunterschied nur noch gering. In der Höhe des Lebens nimmt das Körpergewicht der Wanderratte stärker zu. Albinoratten mit einem Körpergewicht von über 300 g sind bei unserem Tierstamm selten. Das Ende der Höhe des Lebens ist bei der Albinoratte nicht sicher abzugrenzen. Die unterschiedlichen Meßwerte erklären sich durch die Abhängigkeit der Maximalkapazität vom Körpergewicht (vgl. Clemens 1955, 1956). Bei beiden Tierarten ist die Maximalkapazität der Weibchen relativ größer als die der Männchen.

Der Zuwachs, den das maximale Lungenluftvolumen von der Geburt an erfährt, beträgt:

	Wanderratte	Albinoratte
am Ende der Säuglingsperiode das	7,3fache	8,4fache
am Ende der Jugendzeit das	13,7fache	17,1fache
am Ende der Reifungsperiode das	23,3fache	18,9fache
am Ende der Höhe } männlich das	41,3fache	26,7fache
des Lebens } weiblich das	33,3fache	23,2fache

Die starke Vermehrung des maximalen Lungenluftvolumens bei der Wanderratte von der Geburt bis zum Ende der Höhe des Lebens um das 41,3fache bzw. 33,3fache kann nach den Untersuchungen von Clemens (1955, 1956) unmöglich allein durch Dehnung vorhandener Formwerte zustande gekommen sein. Der Befund spricht vielmehr dafür, daß bis zu einem bestimmten Zeitpunkt ein echtes Lungenwachstum (Hyperplasie) erfolgt, welches mit einer Vermehrung der lufthaltigen Gangsysteme verbunden ist. Diese Vermutung gilt nach unseren Untersuchungen auch für die Albinoratte, obwohl der Wert am Ende der Höhe des Lebens bei dieser Tierart infolge Materialmangels sicher etwas zu klein ist.

Das maximale Lungenluftvolumen vergrößert sich innerhalb der einzelnen Entwicklungsperioden wie folgt:

	Wanderratte	Albinoratte
in der Säuglingsperiode um das	7,3fache	8,4fache
in der Jugendzeit um das	1,9fache	2,0fache
in der Reifungsperiode um das	1,7fache	1,1fache
in der Höhe } männlich um das	1,8fache	1,4fache
des Lebens } weiblich um das	1,5fache	1,2fache

Die Befunde sind bei beiden Tierarten grundsätzlich gleichgerichtet. Die geringeren Werte der Albinoratte in der Reifungsperiode und Höhe des Lebens erklären wir uns durch die größere Lebenskraft der Wanderratte, die es ihr ermöglicht, sich den wesentlich schwierigeren äußeren Lebensbedingungen anzupassen (vgl. Clemens und Richter, 1958).

Das maximale Lungenluftvolumen erfährt somit in der Säuglingsperiode seinen stärksten Zuwachs, während es sich in den darauffolgenden Lebensabschnitten immer nur um einen sehr viel kleineren Faktor gleichmäßig vermehrt. Die Befunde sprechen mit einer großen Wahrscheinlichkeit dafür, daß in der Säuglings-

periode die Hyperplasie der Lunge im Vordergrund steht, der Zuwachs in den anderen Perioden aber vorwiegend durch Hypertrophie, d. h. durch Dehnung der lufthaltigen Räume, erfolgt.

Die Volumenmeßwerte stehen in Beziehung zum Körpergewicht der Tiere. Mit steigendem Körpergewicht nehmen auch die Werte für das maximale Lungenluftvolumen zu. Eine enge Beziehung zwischen kalendermäßigem Alter/Maximalkapazität und Körperlänge/Maximalkapazität wurde nicht beobachtet.

Der Zuwachs des maximalen Lungenluftvolumens ist im Verhältnis zum Körpergewicht bei der Wanderratte in der Säuglingsperiode und im ersten Drittel der Jugendzeit (65 g) am stärksten. Die Maximalkapazität nimmt in den letzten beiden Dritteln der Jugendzeit im Verhältnis zum Körpergewicht deutlich ab, um schließlich einen Durchschnittswert zu erreichen, d. h., sie wächst in der Höhe des Lebens proportional zum Körpergewicht. Der Indexwert sinkt dann im reifen Alter weiter ab. Die Albinoratte verhält sich ähnlich. Das maximale Lungenluftvolumen nimmt im Verhältnis zum Körpergewicht bei ihr jedoch erst nach dem zweiten Drittel der Jugendzeit (110 g) deutlicher ab. Der Vergleich mit dem Körpergewicht zeigt, daß die Jugendzeit in sich nicht einheitlich ist, sondern in einen Abschnitt mit stärkerer und in einen mit schwächerer Zunahme der Maximalkapazität zu unterteilen ist.

In bezug auf das Lungenwachstum heißt das, daß bei der Ratte ganz allgemein mit einem echten Lungenwachstum (Hyperplasie) über die Säuglingsperiode hinaus zu rechnen ist. Trifft diese Feststellung zu, dann könnte man erwarten, daß sich der Durchmesser der Alveolen während der Periode eines echten Wachstums, die mit einer Vermehrung der lufthaltigen Räume einhergehen muß, nur wenig oder gar nicht ändert, während er sich in den darauffolgenden Perioden, in denen das Wachstum also durch Dehnung erfolgen soll, ständig vergrößert (Clemens, 1955).

Die Untersuchungsergebnisse stimmen mit den bisher erhobenen und gedeuteten Befunden über das postnatale Lungenwachstum überein. Der Alveolendurchmesser der Rattenlunge beträgt während der Säuglingsperiode und im ersten Drittel der Jugendzeit 30 μ . Er vergrößert sich gegen Ende der Jugendzeit auf 35 bis 45 μ . Gegen Ende der Reifungsperiode beträgt der Alveolendurchmesser etwa 50 μ und gegen Ende der Höhe des Lebens 60 bis 70 μ . Die Verdoppelung des Alveolendurchmessers von 30 auf 60 μ am Ende

der Höhe des Lebens bedingt eine 8fache Volumenvermehrung, wenn man zur Vereinfachung den Alveolarraum als Kugelinhalt berechnet. Vergleicht man hiermit die eingangs gegebenen Werte für die Zunahme der Maximalkapazität während der einzelnen Altersperioden, so ergibt sich folgendes:

Die Vermehrung der Maximalkapazität am Ende der Säuglingsperiode um das 7,3- bzw. 8,4fache muß durch Hyperplasie erfolgt sein, da sich der Alveolardurchmesser nicht vergrößert hat, was erforderlich gewesen wäre, um eine Vermehrung des Luftvolumens um etwa das 8fache zu erreichen. Da der Alveolardurchmesser auch noch während des ersten Drittels der Jugendzeit gleich bleibt (bis 65 g), erfolgt also auch noch in diesem Abschnitt ein hyperplastisches Lungenwachstum. Anschließend beginnt die meßbare Vergrößerung der Alveolardurchmesser, d. h., es setzt das hypertrophische Lungenwachstum ein. Gleichzeitig damit sinkt der Indexwert Maximalkapazität/Körpergewicht deutlich ab. Addiert man nun die jeweiligen Zunahmen der Maximalkapazität innerhalb der der Säuglingsperiode nachfolgenden Altersstufen, dann erhält man insgesamt eine Vergrößerung um etwa das 6fache. Der Alveolardurchmesser hat sich während dieser Zeit verdoppelt, was, wie gezeigt, eine Volumenvermehrung um das 8fache bedingt. Das hypertrophische Wachstum während dieser Zeit reicht also vollständig aus, um die Volumenvermehrung zu decken.

Vergleicht man hiermit die Befunde bei der Albinoratte, so fällt auf, daß die Maximalkapazität im Verhältnis zum Körpergewicht über diesen Zeitpunkt hinaus bis zum Ende des zweiten Drittels der Jugendzeit (110 g) zunimmt, obwohl sich die Alveolardurchmesser ähnlich wie bei der Wanderratte verhalten. Ein hyperplastisches Lungenwachstum ist also sowohl bei der Wanderratte als auch bei der Albinoratte bis zum Ende des ersten Drittels der Jugendzeit mit Sicherheit durch das Verhalten der Alveolardurchmesser und der Maximalkapazität beweisbar. Danach geht es bei der Wanderratte sehr rasch in ein hypertrophisches Lungenwachstum über, während bei der Albinoratte offensichtlich eine längere Übergangszeit hierfür erforderlich ist. In dieser Übergangszeit wächst die Maximalkapazität im Verhältnis zum Körpergewicht noch weiter. Der Steigungswinkel der Wachstumskurve bleibt gleich. Dadurch scheint trotz Vergrößerung des Alveolardurchmessers auch noch weiterhin die Möglichkeit eines hyperplastischen Lungenwachstums zu bestehen. Beides, hypertrophisches oder hyperplastisches

Wachstum, läßt sich durch die Messung der Maximalkapazität allein, ohne Kenntnis des Gewebswachstums, in dieser Entwicklungsperiode nicht trennen bzw. in Verhältniswerten ausdrücken.

Das Gewebswachstum¹

Thierfelder (1958) bestimmte deshalb am selben Tiermaterial (Albinoratte) das postnatale Verhalten der **Lungenfrisch- und -trockengewichte** und des **anatomischen Lungenvolumens** sowohl der Gesamtlungen als auch der Einzellappen. Das postnatale Lungenwachstum bei der Albinoratte zeigt im Hinblick auf das Gewebswachstum verschiedene Intensitätsphasen. Die Phase des stärksten Zuwachses findet sich in der Säuglingsperiode und in den ersten zwei Dritteln der Jugendzeit. Das Gewicht der Lunge vermehrt sich in diesem Zeitraum auf den 7,5fachen, das anatomische Lungenvolumen auf den 7fachen Wert.

Das Lungenwachstum ist in der folgenden Periode bis zu Beginn der Reifungsperiode eingeschränkt. Dieser Befund ist bei den Lungengewichten deutlicher ausgeprägt als bei den anatomischen Lungenvolumina. Der Unterschied wird verständlich, wenn man die Zusammensetzung der anatomischen Volumina aus Luft und Gewebeanteil berücksichtigt. Die Fasersubstanzmengen und damit auch die Spannungsverhältnisse der Lunge müssen sich – entsprechend der Vermehrung des Trockensubstanzanteiles der Lunge vom ersten Drittel der Jugendzeit bis zum Ende der Reifungsperiode, die nur durch Ausdifferenzierung des Gefäß- und Bindegewebsanteils erklärbar ist – laufend verändern. Die elastische Retraktionskraft der Lunge ist größer geworden, d. h., der Kollapszustand wird stärker. Das ist auch aus den spezifischen anatomischen Volumina ersichtlich, deren Wert in dieser Zeit von 2,4 auf 1,6 entsprechend abnimmt.

Der Gewichtsanstieg der Lunge in der Reifungsperiode muß unter diesem Blickwinkel trotz seiner wieder hohen absoluten Zunahme vom 8,5- auf den 13,8fachen Wert zum Teil als Differenzierungsleistung gewertet werden. Es erfolgt gleichzeitig mit der Vermehrung der Gewebsmenge auch eine Gewebsdifferenzierung, die dem nun veränderten Wachstumsmodus (Übergang vom hyperplastischen ins hypertrophische Wachstum) gerecht wird. In der

¹ Lungengewichtswerte siehe Thierfelder (1958).

Höhe des Lebens findet kein wesentliches Wachstum mehr statt (Vermehrung vom 13,5- auf den 14,7fachen Wert).

Das Wachstum der einzelnen Lungenlappen ist im ganzen gesehen durchaus einheitlich und entspricht den Wachstumstendenzen der Gesamtlunge. Lediglich in der letzten Phase des Lungenwachstums (Reifungsperiode) tritt der Herzlappen für den räumlich durch den Thorax (s. d.) stark eingeeengten Oberlappen ein.

Die Menge des Lungengewebes scheint bei der Geburt in einem Mißverhältnis zum Thorax zu stehen, denn trotz maximaler Blähung der Lungen bei der Messung der Maximalkapazität waren in einem Drittel der Fälle bei Tieren bis zu 20 g Körpergewicht die Herzlappen nicht beatmet.

Bei der Albinoratte sind die männlichen Tiere schlechter mit Lungengewebe ausgestattet, d. h., ihre Lunge ist im Vergleich zum Körpergewicht relativ kleiner als die der Weibchen. Der Geschlechtsunterschied ist vom Ende der Jugendzeit an deutlicher. Das biologisch schlechter ausgestattete Geschlecht zeigt in dieser Zeit eine stärkere Regression des Lungenwachstums.

Will man das postnatale Gewebswachstum der Lungen mit dem Verhalten der Maximalkapazität vergleichen, so ist hierfür die Bestimmung des **Gewebsvolumens** erforderlich. Das Gewebsvolumen der Lungen kann durch die Lungenfrischgewichte repräsentativ dargestellt werden. Hierzu sind folgende Überlegungen notwendig:

1. Das Gewebsvolumen ist in dem bekannten anatomischen Lungenvolumen (AV) enthalten, das aus zwei Komponenten besteht, dem Gewebsvolumen (GV) und dem Minimalvolumen der Luft (MV).

$$AV = GV + MV.$$

2. Das Minimalvolumen der Luft kann für sich allein nicht gemessen werden. Es ist wie folgt zu definieren:

$$MV = \frac{\text{Gewicht der Minimalluft}}{\text{spez. Gewicht der Luft.}}$$

3. Das Gewebsvolumen kann ebenfalls nicht für sich allein gemessen werden. Es ist wie folgt zu definieren:

$$GV = \frac{\text{Frischgewicht der Lunge (FG)}}{\text{angenommenes spez. Gewebsgewicht.}}$$

4. Für das angenommene spezifische Gewebsgewicht gilt folgendes: Es muß über 1,000 und unter 1,050 – dem spezifischen Gewicht des Vollblutes – liegen. Das spezifische Gewicht des Vollblutes wird weitgehend durch das relativ große spezifische Gewicht der Erythrocyten bestimmt, die mit 67 bis 60 % Wassergehalt zu den „trockensten“ Zellen des Organismus zählen.

5. Für die verschiedenen Trockensubstanzgehalte des Blutes sind die jeweiligen spezifischen Gewichte bekannt. Vergleicht man nun die bekannten Trockengewichte der Lungen mit denen des Blutes, so kann man das spezifische Gewicht der Lunge auf eine Stelle hinter dem Komma genau mit 1,0 ansetzen, da der Trockensubstanzgehalt der Lungen anfänglich wesentlich niedriger ist und später höchstens den Wert des Vollblutes erreicht.

6. Gesucht ist die Größe des Gewebsvolumens. Sie ist nach dem bisher Gesagten jetzt wie folgt anzusetzen:

$$GV = \frac{FG}{\text{angenommenes spez. Gewicht}} = \frac{FG}{1} = FG.$$

Damit erhält die oben gemachte Aussage, daß das Gewebsvolumen praktisch gleich dem Frischgewicht der Lungen ist, ihre Berechtigung. Die Fehlerbreite dürfte insgesamt kleiner als 10 % sein. Dabei spielt es keine Rolle, daß sich die spezifischen Lungengewichte im Laufe des Lebens ändern. Die Änderung erfolgt entsprechend der Zunahme der Trockensubstanzmenge (Thierfelder 1958).

Das Wachstum des Gewebsvolumens ist nicht konstant. Es zeigt ein durchaus phasenförmiges Verhalten mit Remissionen in bestimmten Lebensabschnitten. Dieses Verhalten entspricht keinesfalls dem der Vermehrung des Lungenluftvolumens. Es müssen also beide Volumina (Maximalkapazität und Gewebsvolumen) von den verschiedenen Wachstumsvorgängen (Hypertrophie bzw. Hyperplasie) in verschiedenem Maße vergrößert werden. Eine einfache Vermehrung der Trockensubstanzmenge wird hierbei (s. o.) keine Rolle spielen.

Das Lungenluftvolumen und der Gewebsanteil der Lunge vermehren sich in der Säuglingsperiode am stärksten. Das Verhältnis Luftanteil/Gewebeanteil beträgt 8,4:4,0. In der Jugendzeit tritt das Gewebswachstum weit stärker in den Vordergrund; die Vermehrungsquoten beider Werte stimmen überein (2:2,1). Die stärkste Zunahme des Gewebsanteils erfolgt aber in den ersten zwei Dritteln

der Jugendzeit (etwa bis 90 g Körpergewicht) und endet somit etwas früher als die Phase der stärksten Vermehrung des Lungenluftvolumens, die, abgesehen von einer kleinen Remission am Ende der Säuglingsperiode, einen nahezu gleichmäßigen Anstieg in Form einer Geraden bis 110 g Körpergewicht zeigt. In der letzten Phase der Jugendzeit weisen dann beide Wachstumskurven ganz gleichmäßig eine Verlangsamung auf, wobei allerdings die stärkere Wachstumstendenz weiterhin dem Gewebeanteil innewohnt.

Der Zuwachs des Lungenluftvolumens behält in dem nun folgenden Lebensabschnitt sein gleichmäßiges, verlangsamtes, geradlinig ansteigendes Verhalten bei. Der Gewebsanteil erfährt dagegen bei 130 g Körpergewicht einen neuen Zuwachs. Mit Sicherheit tritt in dieser Reifungsperiode eine an der Verminderung des Wassergehaltes der Lungen erkennbare stärkere Differenzierung des Bindegewebsanteils auf, die für den erneuten Gewichtszuwachs mitverantwortlich gemacht werden kann. In der Höhe des Lebens müßte dieser Vorgang sistieren. Tatsächlich zeigt die Lunge auch in dieser Zeit keine nennenswerte Änderung ihres Wassergehaltes. Man findet also in der Höhe des Lebens eine erneute Remission des Gewebszuwachses bei etwa gleichbleibenden Zuwachsquoten des Lungenluftvolumenanteils.

Es erscheint somit unter Berücksichtigung beider Wachstumsmöglichkeiten der Lunge (Hyperplasie oder Hypertrophie) und den Schlüssen, die aus dem Verhalten der Maximalkapazität gezogen werden können, auch von der Gewebsseite her wahrscheinlich, daß in der Säuglingsperiode hauptsächlich ein hyperplastisches Wachstum erfolgt und dann ein allmähliches Übergleiten in eine hypertrophische Phase stattfindet, die im wesentlichen in die ersten zwei Drittel der Jugendzeit fallen dürfte. Durch die Umstellung des Wachstumsvorganges könnte dann auch die Verminderung der allgemeinen Wachstumstendenz in dem letzten Drittel der Jugendzeit eine Erklärung finden.

Anteil des hyperplastischen bzw. des hypertrophischen Wachstums an der postnatalen Lungenentwicklung

Die praktisch so bedeutungsvolle Frage, ob normalerweise in der Jugendzeit ein hyperplastisches oder hypertrophisches Lungenwachstum bzw. beides vorliegt, kann nun, nachdem wir das postnatale Verhalten sowohl der Luft- als auch der Gewebskomponente kennen, durch folgende Berechnungen beantwortet werden:

1. Das spezifische Gewicht exenterierter, kollabierter Lungen (A) ist gleich

$$\frac{\text{Lungenfrischgewicht}}{\text{anatomisches Lungenvolumen.}}$$

2. Das spezifische Gewicht der Lungen bei maximaler intrathorakaler Dehnung durch Lufteinblasung (B) ist gleich

$$\frac{\text{Lungenfrischgewicht}}{\text{Maximalkapazität} + \text{Lungenfrischgewicht}}$$

Das Gewicht der Luft kann in beiden Rechnungen unberücksichtigt bleiben, da es praktisch gleich Null ist. Das Gewebsvolumen ist gleich dem Frischgewicht der Lungen (s. o.). Die Werte für A und B sind bekannt. Die Berechnung des jeweiligen spezifischen Volumens ist daher überflüssig, da sie den reziproken Werten von A bzw. B entsprechen.

3. Der Quotient aus A durch B ist gleich dem Dehnungsfaktor D, d. h., um diesen Faktor ist die Lunge vom Zustand A durch maximale Luftfüllung im Thorax so gedehnt worden, daß das Resultat B entstanden ist.

$$\frac{A}{B} = D.$$

4. Aus den Werten A, B und D lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

a) Bleibt die Anzahl der bei der Geburt vorhandenen Lungenalveolen gleich und vergrößert sich die Lunge postnatal nur durch Dehnung (Hypertrophie), so müßte durch Multiplikation des Faktors D mit der Anzahl der Alveolen und dem zur Vereinfachung als Kugelinhalt berechneten Volumen der Alveole als Produkt (E) ein Wert entstehen, der der jeweils gemessenen Maximalkapazität entspricht.

b) Werden neue respiratorische Einheiten gebildet (Hyperplasie), ändert sich also die Zahl der Alveolen bei gleichem Alveolardurchmesser wie vor, so muß der Wert der Maximalkapazität ein Vielfaches des Produktes E betragen.

5. Der effektive Dehnungszustand der Lungen, bei dem die Alveolardurchmesser gemessen wurden, ist durch keine Methode sicher zu bestimmen. Die Zahl der Lungenalveolen ist unbekannt. Die Lungen wurden alle unter gleichem Unterdruck fixiert. Ihr

Fixationszustand dürfte etwa einer normalen Expirationsstellung entsprechen. Der absolute Volumenwert, der durch Dehnung erreicht werden kann, ist aus den oben angeführten Gründen ebenfalls unbekannt. Dieser unbekannte Wert ist aber ein konstanter und wird nur durch den Dehnungsfaktor (D) verändert. Der absolute Volumenwert kann außer acht gelassen werden, da keine absoluten Werte miteinander verglichen werden sollen, sondern lediglich die Vermehrungsquoten innerhalb der einzelnen Entwicklungsstufen der Tiere, bezogen auf die vorangehende Periode. Bei der Bildung dieses Quotienten entfällt die absolute Konstante ohnehin.

6. Die Einzelwerte sind den Tabellen 2 und 3 zu entnehmen.

Als Ergebnis dieser Berechnungen erhält man eine Wachstumskurve (Abb. 1), aus der der Anteil des hyperplastischen Lungenwachstums in der Jugendzeit erkenntlich ist. Er nimmt bei Tieren mit einem Körpergewicht von über 65 g sehr rasch ab und ist bei Tieren mit einem Körpergewicht von über 110 g praktisch gleich Null. In den späteren Lebensabschnitten (über 110 g) reicht die einfache Dehnung vorhandener Elemente aus, um den Wert der gemessenen Maximalkapazität zu decken.

Tabelle 2

Mittelwerte

des spezifischen Gewichtes exenterierter kollabierter Lungen = A;
des spezifischen Gewichtes maximal im Thorax geblähter Lungen = B;
des Dehnungsfaktors $\frac{A}{B} = D$.

Körpergewicht in g	A	B	D
Geburtswert	0,600	0,0567	10,58
5—20	0,437	0,0514	8,57
21—40	0,384	0,0274	14,01
41—60	0,434	0,0233	18,63
61—80	0,452	0,0278	16,26
81—100	0,502	0,0287	17,49
101—120	0,526	0,0267	19,66
121—140	0,496	0,0261	19,00
141—160	0,548	0,0258	21,24
161—180	0,585	0,0293	20,00
181—200	0,620	0,0323	19,19
201—220	0,577	0,0322	17,92
221—300	0,563	0,0297	18,96
Endwert	0,593	0,0305	19,44

Tabelle 3

Körpergewicht in g	Dehnungs- faktor D	$\frac{4}{3} \pi r^3 =$ Kugelinhalt der Alveole in cm^3	r = Radius der Alveole in μ	$\frac{4}{3} \pi r^3 \cdot D = E$ in cm^3	Vermehrungs- quote von E	Maximalkapa- zität V_x in cm^3	Vermehrungs- quote von V_x	Differenz der Vermehrungs- quoten
Ge- burt	10,58	0,00001411	15,0	0,000149284	1,0	1,9	1,0	—
65	16,9	0,00001411	15,0	0,000238459	1,5	17,0	9,0	+ 7,5
135	19,6	0,00003344	20,0	0,000655424	2,8	32,5	1,9	— 0,9
180	19,6	0,00006531	25,0	0,001280076	2,0	36,0	1,1	— 0,9
300	19,4	0,00014349	32,5	0,002783706	2,2	50,7	1,4	— 0,8

Faßt man alle Untersuchungsergebnisse zusammen, so läßt sich eindeutig feststellen, daß die Rattenlunge postnatal in der Säuglingsperiode und im ersten Drittel der Jugendzeit vorwiegend durch Vermehrung der lufthaltigen Gangsysteme (Hyperplasie) wächst. Anschließend findet sich eine Übergangsphase, in der das hyperplastische Wachstum sehr rasch abnimmt, die Vergrößerung der Lunge durch einfache Dehnung vorhandener Elemente (Hyperrophie) entsprechend zunimmt. Die postnatale Lungenentwicklung ist bei Tieren mit einem Körpergewicht von über 110 g (etwa Ende des zweiten Drittels der Jugendzeit) soweit abgeschlossen, daß

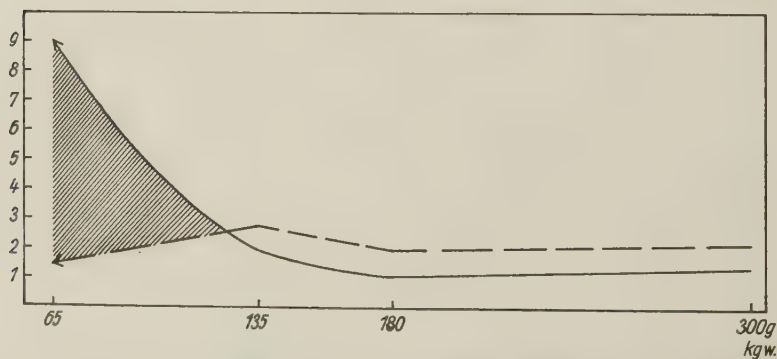


Abb. 1. Anteil des hyperplastischen Lungenwachstums schwarz schraffiert;
 ————— Vermehrungsquoten der Maximalkapazität (V_x),
 - - - - - Vermehrungsquoten von E.

Die Vermehrungsquoten innerhalb der verschiedenen Entwicklungsperioden sind auf das Körpergewicht in g bezogen. Weitere Einzelheiten siehe Text

anschließend nur noch ein geringes hypertrophisches Wachstum erforderlich ist, um den Höhepunkt der normalen postnatalen Lungenentwicklung zu erreichen (etwa bei 135 g Körpergewicht).

Tabelle 4

Körpergewicht in g	R_1 mm	R_2 mm	h mm	V_t cm ³	V_x cm ³	$V_t : V_x$
Geburtswert	2,0	11,5	14,5	0,6	1,9	1 : 3,2
5—20	3,9	13,7	17,5	1,2	3,1	1 : 2,6
21—40	5,6	22,1	26,7	4,5	9,0	1 : 2,0
41—60	6,4	23,1	32,4	6,1	15,4	1 : 2,6
61—80	7,2	27,0	37,0	9,4	17,8	1 : 1,9
81—100	8,6	30,5	40,8	13,4	23,6	1 : 1,8
101—120	9,1	33,4	45,3	17,7	29,3	1 : 1,7
121—140	8,7	33,6	47,0	18,3	31,9	1 : 1,7
141—160	8,1	35,5	47,4	20,1	35,0	1 : 1,7
161—180	9,3	37,2	50,7	24,0	35,0	1 : 1,5
181—200	9,2	37,3	52,2	25,1	37,3	1 : 1,5
201—220	9,9	38,3	53,9	27,4	39,2	1 : 1,4
221—300	10,2	37,8	55,9	28,1	44,3	1 : 1,5
Endwert	12,0	40,0	60,0	34,9	50,7	1 : 1,4

V_t = Gesamtvolumen des Thoraxinnenraumes;

V_x = Maximalkapazität;

h = Die Höhe h ist gleich der Länge der Brustwirbelsäule (ws) auf der lateralen Röntgenaufnahme. Die Messung erfolgt von der Oberkante Th_1 bis zur Unterkante Th_{13} in der Mitte der Wirbelkörper;

R_1 = oberer Thoraxdurchmesser (odm) auf der lateralen Röntgenaufnahme. Es wird der Abstand zwischen innerer oberer Kante von Th_2 und innerer Manubrium-Corpus-Grenze gemessen;

R_2 = größter Thoraxdurchmesser (gdm) auf der lateralen Röntgenaufnahme. Es wird der Abstand zwischen innerer oberer Kante von Th_{13} und innerer Corpus-Xyphoid-Grenze gemessen;

$$r_1 = \text{oberer Radius} = \frac{R_1}{2};$$

$$r_2 = \text{unterer Radius} = \frac{R_2}{2}.$$

Die Werte für odm und gdm entsprechen einer mittleren Atemlage des Tieres in Narkose (Einzelwerte bei Rufer 1958).

Das Wachstum des Thorax und des Zwerchfelles (Tab. 4)

Für das postnatale Lungenwachstum sind jedoch nicht die Lungen allein maßgebend, sondern darüber hinaus die Raumbegrenzung der Lungen durch den **Thorax** und das **Zwerchfell**. Rufer (1958) ermittelte deshalb diese Größen am selben Tiermaterial (Albinoratte).

Der Arbeit mußten die Thoraxinnenraummaße zugrunde gelegt werden, da die Außenmaße durch das Dickenwachstum der Rippen, die unterschiedliche Entwicklung der Brustwandmuskulatur u. a. m. keine sichere Beurteilung des postnatalen Thoraxwachstums zulassen. Die am lebenden Tier angefertigten Röntgenaufnahmen wurden analog zur vorliegenden Literatur durch Abnahme von Winkel- und Längenmaßen ausgewertet, wobei die Atemphasen zu berücksichtigen waren. Die Zwerchfellgröße wurde mit Hilfe von Gipsausgüssen und Lackfolien am toten Tier bestimmt.

Das stärkste Thorax- und Zwerchfellwachstum findet in der Säuglingsperiode und Jugendzeit statt. In der Jugendzeit überwiegt das Breitenwachstum des Thorax. Es sistiert im oberen Thoraxabschnitt am Ende der Reifungsperiode. Das Tiefenwachstum verstärkt sich in diesem Abschnitt in der Höhe des Lebens und ermöglicht somit einen teilweisen Raumausgleich. Im unteren Thoraxbereich findet bei erhaltenem Breitenwachstum in der Höhe des Lebens kein Tiefenwachstum mehr statt. Die Vergrößerung des Thoraxinnenraumes erfolgt in der Höhe des Lebens vorwiegend durch das Zwerchfell.

Die Messungen des maximalen Lungenluftvolumens ergeben den räumlichen Zuwachs, den die „lufthaltigen Gangsysteme“ der Lunge postnatal insgesamt erfahren. Will man eine Beziehung zwischen Maximalkapazität und Größe des Thorax erkennen, so muß hierfür auf der Basis der gewonnenen Einzelwerte der gesamte **Thoraxinnenraum** ermittelt werden. Dies geschieht, indem man den Thoraxinnenraum der Ratte als einen Kegelstumpf betrachtet und den Rauminhalt hierfür berechnet (vgl. Rö.-Aufn. Rufer, 1958).

Die gefundenen absoluten Meßwerte können nur Annäherungswerte darstellen, da die Raumvergrößerung durch die Kyphose der Brustwirbelsäule, der Mediastinalraum und die Herzgröße nicht exakt einkalkuliert werden können und Tiefe und Breite des Thorax in den verschiedenen Strahlengängen bei den Röntgenaufnahmen

nicht gleich groß sind. Die Werte sagen außerdem nichts über die mögliche Thoraxraumvergrößerung durch Heben der Rippen und Senken des Zwerchfells aus. Diese Fehler gehen aber konstant in jede Rechnung ein und können deshalb vernachlässigt werden.

Wir haben den Kegelstumpf sowohl nach der anterior-posterior als auch nach der lateralen Röntgenaufnahme berechnet, wobei wir abwechselnd die Höhe (h) einmal rechnerisch aus den vorhandenen Winkel- und Längenmaßen ermittelten, zum anderen die Länge der Brustwirbelsäule oder des Sternums als Höhe (h) einsetzten, obwohl dieser Wert eigentlich die Seitenkante des Kegelstumpfes darstellt. Alle Rechnungen liefern bei graphischer Darstellung den gleichen Kurventyp, sind also bezüglich ihrer Aussagen gleichwertig. Den besten Annäherungswert für das gesamte Thoraxinnenraumvolumen erhält man, wenn man die in Tabelle 4 angeführten Meßwerte in die Formel

$$V_t = \frac{\pi}{3} \cdot h \cdot (r_1^2 + r_1 \cdot r_2 + r_2^2)$$

einsetzt.

Die absoluten Meßwerte des Thoraxinnenraumes (V_t) betragen:

Physiologisches Alter	V_t cm ³	V_x cm ³	$V_t : V_x$
am Tage der Geburt	0,6	1,9	1 : 3,2
am Ende der Säuglingsperiode	7,0	16,0	1 : 2,3
am Ende der Jugendzeit	18,8	32,5	1 : 1,7
am Ende der Reifungsperiode	24,6	36,0	1 : 1,5
am Ende der Höhe des Lebens	34,9	50,7	1 : 1,5

Vergleichsweise hierzu sind die Daten der Maximalkapazität (V_x) sowie das Verhältnis Thoraxinnenraum/Maximalkapazität hier und in den folgenden Tabellen mit angegeben.

Der Zuwachs, den das Thoraxvolumen von der Geburt an erfährt, beträgt:

Vermehrung des Geburtswertes	V_t	V_x	$V_t : V_x$
am Ende der Säuglingsperiode um das	11,7fache	8,4fache	1,4 : 1
am Ende der Jugendzeitum das	31,3fache	17,1fache	1,8 : 1
am Ende der Reifungsperiode um das	41,0fache	18,9fache	2,2 : 1
am Ende der Höhe des Lebens um das	58,1fache	26,7fache	2,2 : 1

Das Thoraxvolumen vergrößert sich innerhalb der einzelnen Entwicklungsperioden wie folgt:

Vermehrung innerhalb	V_t	V_x	$V_t : V_x$
der Säuglingsperiodeum das	11,7fache	8,4fache	1,4 : 1
der Jugendzeitum das	2,7fache	2,0fache	1,35 : 1
der Reifungsperiodeum das	1,3fache	1,1fache	1,2 : 1
der Höhe des Lebensum das	1,4fache	1,4fache	1,0 : 1

Das Volumen des Thoraxinnenraumes wächst in der Säuglingsperiode sehr schnell und erfährt auch noch in den ersten zwei Dritteln der Jugendzeit (bis 110 g Körpergewicht) einen starken Zuwachs. Anschließend kommt es zu einer merklichen Verlangsamung im Wachstum (zwischen 110 und 150 g Körpergewicht). Erst in der Reifungsperiode (ab 150 g Körpergewicht) erfolgt dann ein neuer, schwächerer Wachstumsimpuls, der sich bis zu Beginn der Höhe des Lebens (bis 210 g Körpergewicht) am stärksten auswirkt.

Anfänglich (bis zum Ende der Jugendzeit/Anfang Reifungsperiode) besteht ein deutliches Mißverhältnis im Wachstum zwischen Thoraxinnenraum und Lunge ($V_t : V_x = 1 : > 1,7$). Die Raumvergrößerung des Thorax kann durch Heben der Rippen, Senken des Zwerchfells und Verstärkung der Brustkyphose erreicht werden. Diese Möglichkeiten sind aber in der Säuglingsperiode und in der Jugendzeit noch nicht ausreichend vorhanden. Als Beweis hierfür sind die bei der Sektion auf der Lunge von Säuglingen sichtbaren Rippenimpressionen, die in 33 v. H. der Fälle nicht beatmeten Herzlappen (s. d.), das ungünstige Raumverhältnis von Herz und Mediastinum im Vergleich zur Lunge¹ anzusehen (vgl. hierzu Engel, 1950). Das Mißverhältnis im Wachstum zwischen Thorax und Lunge ist erst zu Beginn der Höhe des Lebens (bei 210 g Körpergewicht) vollständig ausgeglichen. Die Meßwerte verhalten sich anschließend annähernd konstant.

Zwischen dem Gesamtlungengewicht und den aus den Röntgenaufnahmen ermittelten Thoraxmaßen bestehen keine direkten Beziehungen. Der Thorax bestimmt aber den Ort des Wachstums

¹ Die Herzfläche verhält sich zur Gesamtthoraxfläche auf den a. p. Röntgenaufnahmen in der Säuglingsperiode wie 1:2, in der Höhe des Lebens wie 1:3,5.

der Lungen und damit die einzelnen Lappengrößen. Der **Thorax** und die **Lungenlappen** wachsen in der Säuglingsperiode und in der Jugendzeit etwa gleichförmig. In der Reifungsperiode und in der Höhe des Lebens dagegen wird das Thoraxwachstum, wie oben beschrieben, ungleichförmig. Gleichmäßig nehmen in diesem Zeitabschnitt nur die Längenmaße für das Sternum und die Wirbelsäule zu.

Von dem ungleichmäßigen Thoraxwachstum in der Reifungsperiode wird vor allem die Entwicklung des rechten Oberlappens stark beeinflußt. Der Anteil des Oberlappens am Gesamtlungengewicht sinkt in dieser Periode von 12 auf 10 Vol.-%. Dafür erfährt der Herzlappen etwa in der Mitte der Reifungsperiode einen kompensatorischen Zuwachs von 8 auf 10 Vol.-%. Für die Verminderung des Breitenwachstums im mittleren Thoraxbereich findet sich keine parallele Entwicklung in der Gewichtszunahme der Lungenlappen, was den Gedanken nahelegt, daß es sich hier vielleicht um eine Zufälligkeit handelt, da das Defizit in der Höhe des Lebens an gleicher Stelle wieder ausgeglichen wird.

Diskussion und Ergebnisse

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen über das normale postnatale Lungenwachstum bei der Ratte auf metrischer Basis lassen erkennen, daß auch die Lungenentwicklung allgemein anerkannten biologischen Wachstumsgesetzen folgt. Vollzieht sich das Wachstum innerhalb normaler Grenzen mit einer entsprechenden Massenzunahme, so spricht man von Eutrophie. Man unterscheidet zwischen einem Wachstum, das mit einer ausschließlich durch Vergrößerung vorhandener Formwerte (Hypertrophie) bedingten Massenzunahme verbunden ist, und einem Wachstum, bei dem die Massenzunahme mit einer Vermehrung dieser Formwerte (Hyperplasie) einhergeht. Wie aus unseren Untersuchungen hervorgeht, besitzt die Lunge die Fähigkeit sowohl zur Hyperplasie als auch zur Hypertrophie. Der Organismus wird dadurch in die Lage versetzt, so ökonomisch wie möglich – auf verschiedenen Wegen und in verschiedener Zeit – von unterschiedlichen Stadien ausgehend eine für die Art bezeichnende endgültige Größe zu erreichen (Äquifinalität). Für die Lunge gilt, daß unmittelbar vor der Geburt und kurze Zeit danach der hyperplastische, vom Ende der Jugendzeit an aber der hypertrophische Wachstumsmodus im Vordergrund steht (vgl. Abb. 1).

Wachstum und Form ganzer Organe werden u. a. durch die Differenzierung der Zellen sowie durch die gegenseitigen Beziehungen der zu einem Organ zusammenwachsenden verschiedenen Gewebelemente bestimmt. Je höher diese differenziert sind, desto eher werden sie Jugendlichkeit und damit embryonale Vermehrungsfähigkeit einbüßen. Das trifft bei der Lunge für die „lufthaltigen Gangsysteme“ mit ihrer entodermalen epithelialen Zellauskleidung zu. Der Bindegewebsapparat der Lunge ist dagegen weniger hoch differenziert. Er behält deshalb auch die genannten Fähigkeiten am längsten bei, was sich aus den Gewebswachstumskurven, dem Verhalten der spezifischen Gewichte usw. deutlich erkennen läßt. Wachstumstrieb und Wachstumsgeschwindigkeit sind während der Embryonalzeit und der Säuglingsperiode am stärksten, nehmen dann aber für die einzelnen Gewebskomponenten in der Reihenfolge von den höher zu den weniger hoch differenzierten Geweben rasch ab.

Die postnatale Vermehrung der „lufthaltigen Gangsysteme“, die wir auf metrischer Basis bewiesen haben, läßt die Frage nach dem Orte dieses Zuwachses stellen. Der grobe Aufbau der Lunge (Lappen, Segmente) ist schon seit längerer Zeit (Justesen, 1906) bekannt. Es besteht völlige Klarheit darüber, daß in diesem Bereich postnatal keine neuen Systemelemente gebildet werden. Für eine Neubildung von Elementen stand damit nur die Gesamtheit der kleinen Bronchien und der Bereich des Azinus zur Diskussion. Von Broman (1923) und Wilson (1928) war auf Grund ihrer Auszählungsergebnisse eine Zunahme der Bronchialzweiggenerationen behauptet worden. Bei histologischen Untersuchungen im Bereich der Endbronchien gelang es nun Dingler (1958) zu beweisen, daß bis zu den Bronchioli terminales eine Neubildung von Elementen nicht stattfindet. Zu einem gleichen Ergebnis kam Krahle (1958) bei der Maus.

Für eine Vermehrung der Einzelelemente kommt damit nur der intraazinäre Anteil des Bronchialbaumes und das Parenchym in Frage. Hier gelang es Dingler (1958), auch das „Wo“ des Wachstums zu klären. Eine Vermehrung der „lufthaltigen Gangsysteme“ (einschließlich Alveolen) ist möglich:

1. durch Nachdifferenzierung von Gangstrecken, die zum Zeitpunkt der Geburt zwar angelegt, aber nicht voll ausgebildet sind, nämlich der Ductus alveolares und der Bronchioli respiratorii, die die Stelle der unmittelbar nach der Geburt vorhandenen Azini einnehmen (vgl. Heiss, 1923; Engel, 1950);

2. durch zunehmende Septierung der einzelnen Ductus alveolares (s. a. Short, 1950, 1952; Kaninchen, Mensch, Maus, Ratte).

3. Eine weitere Möglichkeit der Neubildung scheint in den zentralen Pneumomeren zu bestehen, deren Architektur durch die räumlichen Gegebenheiten begrenzt ist. Diese Vermutung wird durch den von vielen Beobachtern an verschiedenen Objekten festgestellten Befund, daß das Lungengewebe bei der Geburt in einem Mißverhältnis zum Thoraxinnenraum steht, bestätigt (vgl. auch das Verhältnis Herzfläche zur Gesamthoraxfläche, S. 206).

Beim Vergleich der Ergebnisse von Dingler (1958) mit denen unserer Arbeit ist zu berücksichtigen, daß die Katzenlunge zum Zeitpunkt der Geburt ausgereifter sein dürfte als die Rattenlunge, deren embryonale Entwicklung nach den Untersuchungen von Short (1950/52) der Lunge von Maus, Kaninchen und Mensch gleicht. Diese Behauptung wird gestützt:

1. durch die allgemein verkürzte Säuglingsperiode der Katze, bezogen auf die gesamte Lebensdauer, im Vergleich zur Ratte;

2. durch den viel früheren Übergang der hyperplastischen in die hypertrophische Wachstumsphase.

Dingler (1958) fand bereits bei der 15 Tage alten Katze eine deutliche Vergrößerung der Alveolardurchmesser. Nach Clemens (1955) findet sich bei der Ratte eine deutlich meßbare Änderung der Alveolardurchmesser nicht vor dem 45. Lebenstag, wobei noch die viel kürzere Gesamtlebensdauer der Ratte in Rechnung zu stellen ist. Hieraus erklärt sich auch die in den anfänglichen Abschnitten vorhandene Differenz der Gewebswachstumskurven bei Katze und Ratte (repräsentiert durch die Lungengewichte). Die Katzenlungen lassen die längere Strecke des stärkeren Gewebswachstums in der Säuglingsperiode bis zum zweiten Drittel der Jugendzeit vermissen und zeigen nur eine allgemeine Wachstumsremission mit zunehmendem Lebensalter, wobei der anfänglich auch sehr starke Zuwachs etwa kontinuierlich nachläßt. Es besteht hier also ein deutlicher Unterschied zu dem von Thierfelder (1958) festgestellten zweizweigipfligen Gewebswachstum der Ratte, das von Rössle und Roulet (1932) beim Menschen ebenfalls gefunden wurde.

Den Zeitpunkt der Möglichkeit einer Neubildung von Alveolen begrenzt Dingler (1958) bei der Katze etwa bis zur 6. Lebenswoche, wenn man die Septierungsvorgänge betrachtet, die die Ductus alveolares formen. Daneben behauptet Dingler (1958) die

Möglichkeit der Neubildung von Alveolen durch Aussprossung aus den Endbronchien, die sich damit in respiratorische Bronchien umwandeln, bis zur Pubertät. Mit metrischen Methoden konnten wir bei der Ratte ein so lange andauerndes hyperplastisches Wachstum der Lunge nicht nachweisen; es endet dort nach unseren Untersuchungen bereits im ersten bzw. zweiten Drittel der Jugendzeit. Ein minimales hyperplastisches Lungenwachstum bis zur Reifungsperiode kann mit unseren Untersuchungen zwar nicht restlos ausgeschlossen werden, doch ist dieses Wachstum zumindest quantitativ und funktionell gänzlich bedeutungslos und metrisch nicht mehr erfaßbar.

Unsere Untersuchungen geben Aufschluß über das normale postnatale Lungenwachstum. An die Wachstumsfähigkeit eines Organes ist die Regeneration, d. h. die Fähigkeit der echten Neubildung bzw. Ergänzung physiologischer- oder pathologischerweise verlorengegangener Substanzen geknüpft. Ganze Organe, die nach Rössle (1927) als Dauergewebe bezeichnet werden, sollen im allgemeinen diese Fähigkeit nicht mehr besitzen. Die Ergebnisse unserer Arbeit gestatten keine Aussage über die obere Begrenzung der regenerativen Wachstumspotenzen der Lunge. Da Cohn (1939, 1940) hierüber am gleichen Versuchstier das Gewebswachstum betreffende Untersuchungen angestellt hat, sollen diese Arbeiten in unsere Betrachtungen mit einbezogen werden. Cohn fand eine starke regenerative Fähigkeit des Lungengewebsteils bei Ratten bis zu 130 g Körpergewicht. Dieses Ergebnis gewann er durch Lobektomie bei Ratten verschiedenen Lebensalters und Vergleich der Lungengewichte der später getöteten Tiere mit den Lungengewichten normaler gleichalteriger Tiere. Es tritt bei seinem Tiermaterial ein deutlicher Einschnitt bei 150 g Körpergewicht auf. Bis zu diesem Körpergewicht regenerieren die von ihm untersuchten Ratten das verlorengegangene Lungengewebe im Verlauf der nächsten drei Wochen, während ältere Tiere erheblich längere Zeiträume benötigen. Die von ihm gefundene Grenze liegt weit oberhalb des physiologischen Endes der hyperplastischen Wachstumsphase der Lunge. Ob es sich dabei um ein hyperplastisches Lungenwachstum handelt oder nur um ein Gewebswachstum, geht aus seinen Untersuchungen nicht hervor. Es wäre jedoch nach den Untersuchungen von Dingler (1958) denkbar, daß die räumlich beengten zentralen Pneumomeren noch ein echtes Lungenwachstum ermöglichen.

In weiteren Untersuchungen stellt Cohn (1939) fest, daß der eigentliche Wachstumsreiz für die Lunge der im Thoraxraum herrschende Unterdruck ist. Eine artifizielle Vermehrung des Unterdruckes vergrößert das Lungenwachstum (Lungengewichtszunahme) über das altersmäßig normale Maß, während durch Schaffung eines künstlichen Raumdefizits eine Hemmung des Lungenwachstums (Lungengewichtsabnahme) eintritt. In den früheren Perioden (Säuglingsperiode und Jugendzeit) ist aber u. E. die Lunge offenbar in geringerer Abhängigkeit vom Thoraxinnenraum; die Prätermination und vollständige Ausbildung der einzelnen Lungenabschnitte dürfte sich vielmehr als autochthones Lungenwachstum vollziehen, da der Thorax in dieser Zeit sehr schnell wächst, ohne jedoch der gleichfalls schnell wachsenden Lunge genügend Raum zu bieten. Erst gegen Ende der Jugendzeit, in der Reifungsperiode und in der Höhe des Lebens gewinnt der Thoraxinnenraum physiologischerweise einen mehr und mehr bestimmenden Einfluß auf die Größe des Lungenwachstums.

Schrifttum

- Broman, I.: Zur Kenntnis der Lungenentwicklung. Verh. d. anat. Ges. Heidelberg (1923) 83.
- Clemens, H. J.: Untersuchungen über das maximale Lungenluft-Volumen. Ein Beitrag zum Problem des postnatalen Lungenwachstums. Morph. Jb. **95** (1955) 447.
- Training und Lungenwachstum. Morph. Jb. **96** (1956) 417.
- Clemens, H. J., und H. Richter: Das Haemo-, Myelo- und Splenogramm der Wanderratte (*Rattus norvegicus*, braun) unter normalen Lebensbedingungen und nach Lauftraining. Morph. Jb. **99** (1958) 795.
- Cohn, R.: Factors affecting the postnatal growth of the lung. Anat. Rec. **75** (1939) 195.
- The postnatal growth of the lung. J. thoracic Surg. **9** (1940) 274.
- Dingler, E. C.: Wachstum der Lunge nach der Geburt. Untersuchungen an *Felis domestica*. Acta Anat. Suppl. **30** = 1 ad Vol. **32** (1958).
- Engel, St.: Die Lunge des Kindes. Thieme Verlag, Stuttgart 1950.
- von Hayek, H.: Die menschliche Lunge. Springer Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953.
- Heiss, R.: Bau und Entwicklung der Wirbeltierlunge. Ergebn. Anat. Entw.-Gesch. **24** (1923) 244.
- Entwicklung der Lunge oder Entwicklung des Bronchalbaums. Anat. Anz. **56** (1923) 338.
- Der Atmungsapparat. In: Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen V₃ (1936) 709. Springer Verlag, Berlin.

- Hilber, H.: Embryonale Wachstumspotenzen der jugendlichen Lunge im Dienst der funktionellen Anpassung. *Klin. Wochenschr.* (1947) 24/25, 13/14, 244.
- Justesen, P. Th.: Zur Entwicklung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugetierlunge. *Arch. mikr. Anat.* **56** (1900) 606.
- Koelliker, A.: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Säugetiere. 2. Aufl., Leipzig 1897.
- Krahl, V.: The anatomy of the mouse lung with particular reference to its postnatal growth. *Anat. Rec.* **130** (1958) 327; Abstr. Nr. 35.
- Marcus, H.: Lungen. In: *Hdb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere* (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch) Bd. **3** (1937) 909; Verlag Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien.
- Mertz, I.: Eine Methode der Volumenmessung bei Säugetieren. *Zool. Jb. (Anat.)* **64** (1938) 347. (Inaug. Diss. Berlin 1936.)
- Rufer, H. R.: Die Thoraxinnenraummaße und die Zwerchfellgröße bei der Albinoratte in verschiedenen Lebensaltern. *Morph. Jb.* **99** (1958) 317.
- Rössle, R.: Wachstum der Zellen und Organe, Hypertrophie und Atrophie. In: *Hdb. d. norm. u. pathol. Physiologie XIV*, 903, Berlin 1927.
- Rössle, R., und F. Roulet: Maß und Zahl in der Pathologie. *Pathologie und Klinik in Einzeldarstellungen Nr. V*, Berlin-Wien 1932.
- Short, S. H. D.: Alveolar epithelium in relation to growth of the lung. *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* **235** (1950) 35.
- Aspects of comparative lung growth. *Proc. of the Roy. Soc. B.* **140** (1952) 432.
- Thiemann, F.: Wachstum und Hypertrophie der Lunge von Tier und Mensch. *Verh. d. dtsh. Ges. inn. Med.* **48** (1936) 217.
- Thierfelder, J.: Die Lungenfrisch- und -trockengewichte sowie das anatomische Lungenvolumen bei der Albinoratte in verschiedenen Lebensaltern. *Morph. Jb.* **99** (1958) 286.
- Willson, H. G.: Postnatal development of the lung. *Amer. J. Anat.* **41** (1928) 97.

Priv. Doz. Dr. Hans Joachim Clemens,
Dr. Hans René Rufer,
Dr. Jochen Thierfelder,
Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 15

**Vergleichende Untersuchungen zur endocranialen
Morphologie und zur craniocerebralen Topographie
von Giraffe und Okapi
(Mammalia, Paraxonia, Pecora, Giraffoidea)**

Von

P. Amat Muñoz¹

Mit 14 Abbildungen und 2 Tabellen

(Eingegangen am 29. November 1958)

A. Einleitung, Material und Methode

Während die äußere Morphologie des Schädels der Säugetiere unter vergleichend anatomischen, systematischen und funktionell mechanischen Gesichtspunkten häufig untersucht wurde, sind unsere Kenntnisse des Endocraniums noch lückenhaft. Aus verschiedenen Gründen ist jedoch eine umfassende Kenntnis der Morphologie des Cavum cranii von Bedeutung. Zwischen Hirn und Hirnkapsel bestehen enge Korrelationen. Die Erforschung dieser Zusammenhänge verlangt eine genaue Kenntnis der anatomischen Grundlagen, und zwar auf vergleichender Basis. Die außerordentliche Formenmannigfaltigkeit im Säugerstamm, der Tierformen sehr verschiedener Evolutionshöhe und sehr verschiedener Spezialisierung umfaßt, ermöglicht es, den Fragen des Gestaltwandels am Säugercranium nachzugehen und die Beziehungen zwischen dem Schädel und den übrigen Kopforganen zu analysieren. Das Problem ist vielschichtig und kann von verschiedenen Aspekten her betrachtet werden. Neben entwicklungsgeschichtlichen und entwicklungsphysiologischen Untersuchungen haben sorgfältige Analysen aller Kopforgane unter Einbeziehung des Züchtungsexperimentes (B. Klatt) besondere Bedeutung gewonnen. Die sagittalen Ver-

¹ Stipendiat der „Fundacion Juan March“.

formungen der Basis sind seit längerer Zeit studiert worden (Dablow, Hofer, Kummer, Lang, Starck, Weidenreich u. a.) und in neuerer Zeit vor allem durch Hofer zur Grundlage einer Typisierung der Schädelgestaltung benutzt worden. Hochstetter hat die craniocerebrale Topographie rezenter Formen exakt beschrieben. Ausgehend von Fragen der Morphologie und Evolution des Gehirnes hat vor allem Spatz auch dem Endocranium Aufmerksamkeit gewidmet. Von besonderer Bedeutung aber wurden derartige Untersuchungen an fossilen Formen, weil in diesem Falle nur das Endocranium Aussagen über die Hirnmorphologie gestattet (T. Edinger). Zur Beurteilung der Befunde an palaeontologischem Material ist aber eine genaue Analyse an rezentem Material notwendig, denn nur an diesem ist der direkte Vergleich zwischen Schädel, Hirn und Endocranialausguß möglich. Auf den Wert der Endocranialausgüsse zum Studium der Hirnmorphologie sei nachdrücklich hingewiesen, da viele Einzelheiten der Struktur nur am Ausguß klar zum Ausdruck kommen (Starck, 1953). Der Rückschluß vom Endocranialausguß auf die Hirnform ist jedoch nur mit Kritik möglich, da regionenweise andere Organe als das Hirn (Nerven, Gefäße, Cisternen usw.) im Ausguß abgeformt werden. Auf Fehlerquellen dieser Art bei der Deutung von Endocranialausgüssen hat Hofer (1953) hingewiesen. Nur eine Berücksichtigung des vollständigen Befundes an rezenten Formen gewährleistet eine sichere Grundlage bei der Beurteilung fossiler Formen.

Die vorliegende Untersuchung beschäftigt sich mit der endocranialen Morphologie von Giraffe und Okapi, einer Gruppe, die als hochspezialisierte Gruppe des Paraxonier-Stammes an sich besonderes Interesse beansprucht, die aber andererseits auch in Hinblick auf zahlreiche fossile Vertreter — *Samotherium* wurde durch D. Black 1915 bereits untersucht — Beachtung verdient.

Material und Methode

Als Grundlage für vorliegende Untersuchung konnte folgendes Material benutzt werden:

a) *Okapia johnstoni* (P. L. Selater, 1901) ♂

Fundstück aus dem Urwald bei Bilota (Belg.-Kongo), Dr. H. Stephan, Belgisch-deutsche Kongo-Expedition 1957. Der Schädel ist in allen Teilen tadellos erhalten. Er war durch einen Mediansagittalschnitt zerlegt. Herrn Prof. Dr. Spatz und Herrn Dr. H. Stephan, Max-Planck-Institut für Hirnforschung Gießen, bin ich für Überlassung des wertvollen

Stückes zur Auswertung zu großem Dank verpflichtet. Von diesem Schädel wurde nach der am Anatomischen Institut Frankfurt üblichen Methode ein Endocranialausguß mit einem Kunstharz hergestellt.

b) *Giraffa camelopardalis* Linnaeus

1. *G. c. antiquorum* (Jardine, 1835), altes ♂ aus Kordofan. Schädel, sagittal geschnitten, leg. Dr. E. Rüppell 1825, Senckenberg-Museum Nr. 498.
2. *Giraffa camelopardalis*, jung erwachsenes ♀, Schädel, Gehirn und Endocranialausguß. Das Tier stammt aus einem Zirkus. Sammlung Prof. Starck, 5851.
3. *Giraffa camelopardalis*, Geschlecht?, halberwachsen. Schädel. Importtier aus Ostafrika. Sammlung Anat. Inst. Ffm. Inv.-Nr. 5476.
4. *Giraffa camelopardalis*, 10 Tage altes Jungtier ♂, Zootier. Vom Gefäßsystem mit Formol injiziert. Von Kopf und Hals dieses Tieres wurde ein leicht paramedian gelegener Sagittalschnitt angefertigt. Anat. Inst. Ffm. 5764.

Für Anregung zu dieser Arbeit und Überlassung von Material habe ich Herrn Prof. Dr. D. Starck zu danken. Für Überlassung des Giraffenschädels I bin ich Herrn Prof. Dr. R. Mertens und Herrn Dr. H. Felten verpflichtet. Mein Dank gebührt weiterhin Herrn Priv.-Doz. Dr. B. Kummer und Frl. cand. med. L. Klemmt für Hilfe bei der Übersetzung des Manuskriptes in die deutsche Sprache.

B. Deskriptiver Teil, Befunde

1. Giraffe

Das Gehirn der Giraffe ist nach dem Typ des Artiodactylengehirnes gebaut, nimmt aber innerhalb der Gruppe eine deutliche Sonderstellung ein. Es ist im Vergleich zu allen anderen bekannten Paraxonia durch besonders massige Entfaltung und Komplikation des Neopalliums gekennzeichnet (über quantitative Beziehungen s. S. 251).

Die Gesamtform des Großhirnes kommt, vorausgesetzt, daß das Hirn das Schädelcavum völlig ausfüllt, am Endocranialausguß besser zum Ausdruck, als an nicht in situ gehärteten Gehirnen. Da gerade bei Giraffe und Okapi die Gesamtform des Gehirnes von besonderem Interesse ist, wird auf diese im Zusammenhang mit der Besprechung des Endocranialausgusses näher einzugehen sein. Hier sollen einige Bemerkungen über die äußere Morphologie des Gehirnes (Tier 2, jung erwachsenes ♀, Hirngewicht 620 g) vorausgeschickt werden. Das Gehirn ist rundlich oval, der Frontalpol vor

allem stumpf und abgerundet. Die größte Breite des Neopalliums ist am nach der Entnahme aus dem Schädel fixierten Gehirn gleich der größten Länge des Neopalliums (Abb. 7), während sich am Endocranialausguß (Abb. 4 und 5) diese Durchmesser wie 116:120 verhalten. Im Vergleich mit anderen Huftiergehirnen fällt auf, daß die frontalen Teile des Neopalliums recht hoch und daß das Stirnhirn im ganzen abgerundet ist, denn es fehlt jede Spur einer Impressio orbitalis. Demzufolge liegt laterales Orbitalhirn neben dem Tractus olfactorius breit an der Basis vor. Das Cerebellum ist zum größten Teil nicht vom Pallium überdeckt. Im ganzen ist das Gehirn gestreckt, vor allem im Vergleich zu Schwein und Schaf. Am Neopallium konnte folgendes festgestellt werden: Die Fissura cruciata ist sehr schwach ausgeprägt, die Fissura Sylvii ist außerordentlich kurz, das Gebiet um die Fissura Sylvii ist stark operkularisiert. Zwischen Ectosylvia und Sulcus rhinalis bleibt ein Oberflächenbezirk, der mit kurzen transversalen Furchen besetzt ist. Die ähnlich starke Operkularisation des Sylviagebietes bei Equiden ist in Einzelheiten völlig abweichend (Friant, 1939). Die Fissura coronalis geht hinten in die Suprasylvia über. Friant erwähnt für Giraffa, daß die Coronalis von der Suprasylvia getrennt bleibe. Die Ansata ist an unserem Gehirn mit keiner anderen Furche verbunden, während Le Gros Clark beim Okapi einen Übergang der Coronalis in die Ansata findet. Die Lateralis ist langgestreckt und verhält sich typisch wie bei Artiodactyla. Die Entolateralis ist vorhanden. Eine deutliche Ectolateralis konnten wir, im Gegensatz zu Friant, nicht feststellen. Le Gros Clark weist darauf hin, daß ein hinten gelegener sehr ausgeprägter Ramus descendens der Suprasylvia für Giraffiden allgemein typisch sei. Wir können dies an unserem Objekt bestätigen. Aus Friants Abbildungen geht das gleiche hervor, wenn auch dieser Befund nicht ausdrücklich hervorgehoben wird.

Die Praesylvia ist typisch. Die Abgrenzung des Palaeopalliums (Lobus piriformis) gegen das Neopallium durch die Fissura rhinalis ist ausgeprägt. Auf dem Lobus piriformis findet sich ein relativ langer Sulcus intrapiriformis. Wenn auch bei der Betrachtung eines Giraffengehirnes vor allem in der Gesamtform, in der Ausbildung der Gegend um die Fissura Sylvii, in der Gestaltung des Frontallappens und in der Operkularisation so viele charakteristische Merkmale auffallen, daß über die Gattungszugehörigkeit eines derartigen Gehirnes kein Zweifel sein kann, so sind doch die Einzel-

befunde an dem Furchungsbild des Neopalliums so variabel, daß sich aus den wenigen im Schrifttum vorliegenden Angaben keinesfalls schon beurteilen läßt, was typisch für Giraffidae ist, was als individuelle Variante und was als generelles Artiodactylenmerkmal zu werten ist.

Der Hirnschädel der Giraffe stellt annähernd ein dreiachsiges Ellipsoid dar, dessen Querachse rund $\frac{3}{4}$ der Längsachse beträgt. Der Endocranialausguß ist in der Ventral- oder Dorsalansicht fast kreisrund (Abb. 4 und 5). In der Lateralansicht erscheint er dagegen abgeplattet (Abb. 6), denn der dorso-ventrale Durchmesser ist nur etwa halb so lang wie der antero-posteriore.

Das Kieferskelett ist gegen die Schädelbasis nach ventral abgewinkelt, es liegt also eine Klinorhynchie im Sinne von Hofer (1952) vor. Zur genauen Bestimmung des Knickungswinkels wurde am Medianschnitt eine Tangente an die pharyngeale Kontur der Basis (= os tribasilare; Virchow, 1857) gelegt und mit der Verbindungslinie von Spina nasalis anterior und posterior (Kummer, 1953) zum Schnitt gebracht.¹

Der Winkel beträgt beim erwachsenen Tier 27° (Abb. 1), bei einem ebenfalls untersuchten Jungtier 24° (Abb. 10). Diese Differenz ist zu gering, um mit Sicherheit auf eine Streckung des Winkels in der postnatalen Entwicklung schließen zu können.

Beim jungen wie beim erwachsenen Tier ist die Basis in sich gestreckt. Jedoch ist die pharyngeale Fläche des letzteren flach, während sie beim ersteren etwas konkav ist (vgl. Abb. 2 und 8). In Abbildung 8 sind außerdem die Ossifikationszonen des Os tribasilare deutlich zu erkennen. Die Synchondrosis intersphenoidalis liegt unter dem Chiasma, die Synchondrosis sphenooccipitalis befindet sich dicht hinter dem Dorsum sellae.

¹ In letzter Zeit besteht die Tendenz, die Schädel zum Formvergleich so zu orientieren, daß die Clivusebene horizontal liegt (Kälin, 1946; Hofer, 1954). Wenn in dem vorliegenden Fall diese Orientierung nach den Angaben von Hofer (1954) vorgenommen, d. h. im Medianschnitt das Basion mit dem hintersten Punkt der Sella turcica verbunden würde, so würde diese Linie von dem allgemeinen Verlauf sowohl der cerebralen wie der pharyngealen Kontur deutlich abweichen, da sich in der Clivusfläche dicht vor dem Foramen magnum eine Stufe befindet. Im übrigen verlaufen aber Clivusfläche und pharyngeale Fläche der postsellären Basis praktisch parallel. Die Tangente an die pharyngeale Kontur im Medianschnitt gibt damit für unser Beispiel auch vollkommen die Richtung der Clivusfläche wieder.

In beiden Altersstufen bildet die Lamina cribriformis mit der Verlängerungslinie der cerebralen Schädelbasisfläche einen nach dorsal offenen Winkel. Bei beiden Schädeln liegt die Nase völlig praecerebral.

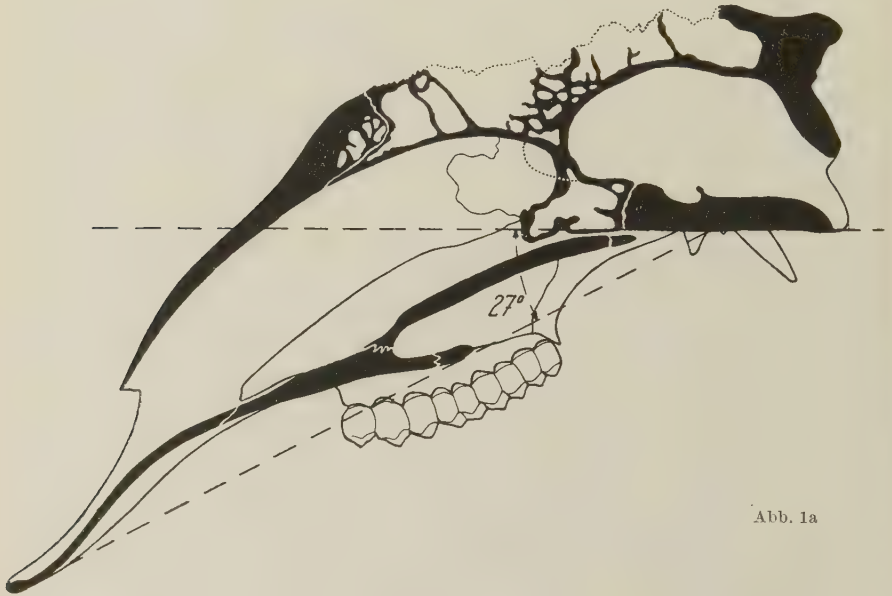


Abb. 1a



Abb. 1b

Abb. 1. Medianschnitte durch den Schädel, orientiert auf die pharyngeale Basistangente als Horizontale
 a) *Giraffa camelopardalis antiquorum*, altes Männchen
 b) *Okapia johnstoni*, erwachsenes Männchen
 Beide auf annähernd gleiche Gesamtlänge gebracht

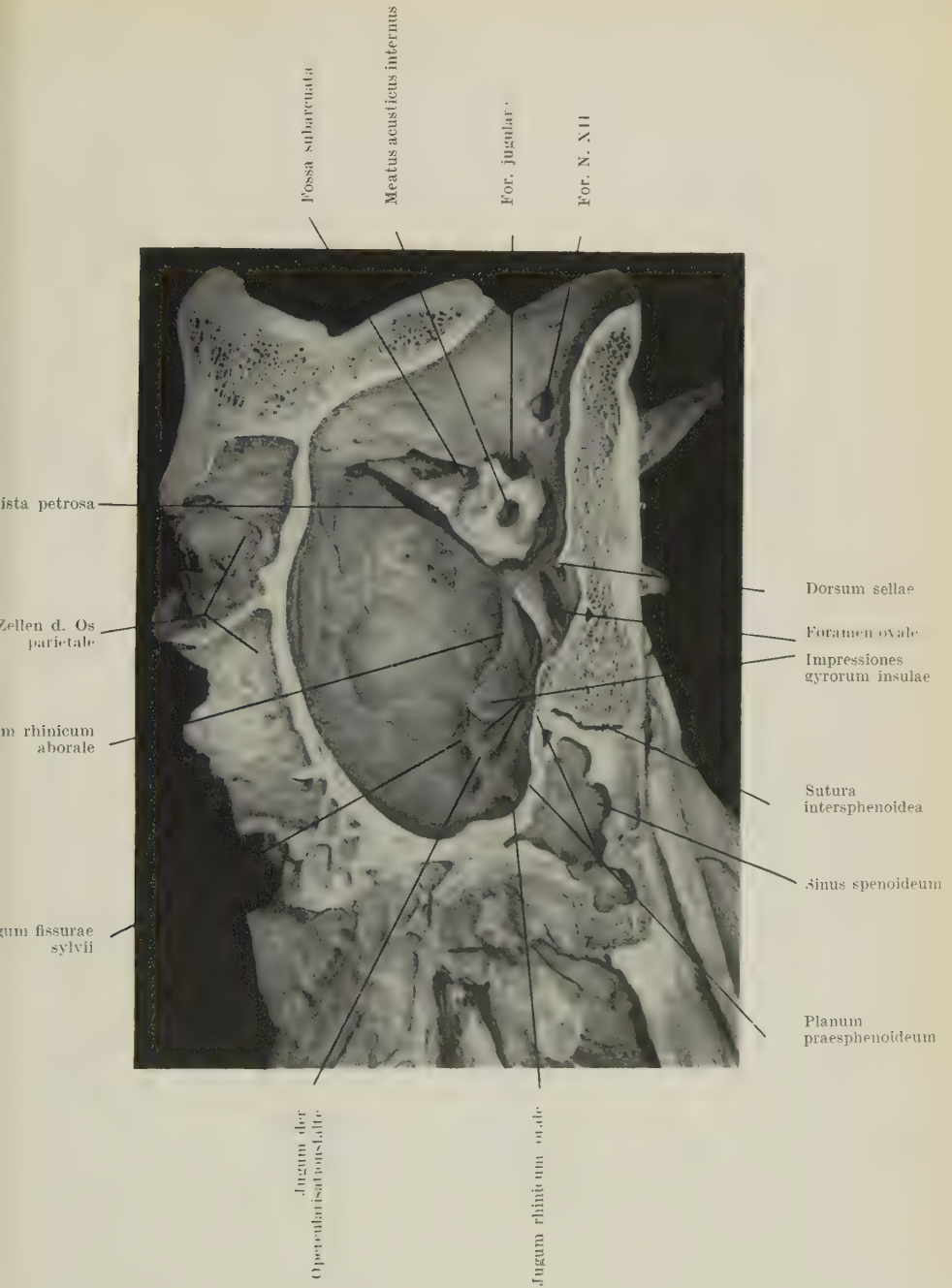


Abb. 2. Medianschnitt des Schädels von *Giraffa camelopardalis antiqua*, altes Männchen, Relief des Endocraniums

Bei der Betrachtung des horizontal aufgesägten Schädels (Abb. 3) fällt zunächst die starke Pneumatizität des Os frontale auf. Wir finden einen paarigen Sinus frontalis mit großen Zellen. Auf jeder Schädelseite kommuniziert eine dieser Zellen weit mit der Nasenhöhle, sogar mit dem Sinus maxillaris. Selbst das Os nasale ist etwas pneumatisiert (Abb. 1).

In dieser Schnittebene zeigt das Os parietale keine Pneumatizität, es enthält jedoch weiter dorsal im Bereich des Schädeldaches ebenfalls große Zellen, welche denen des Frontale sehr ähnlich sind. Außerdem ist ein großer Sinus sphenoidalis vorhanden (Abb. 2).

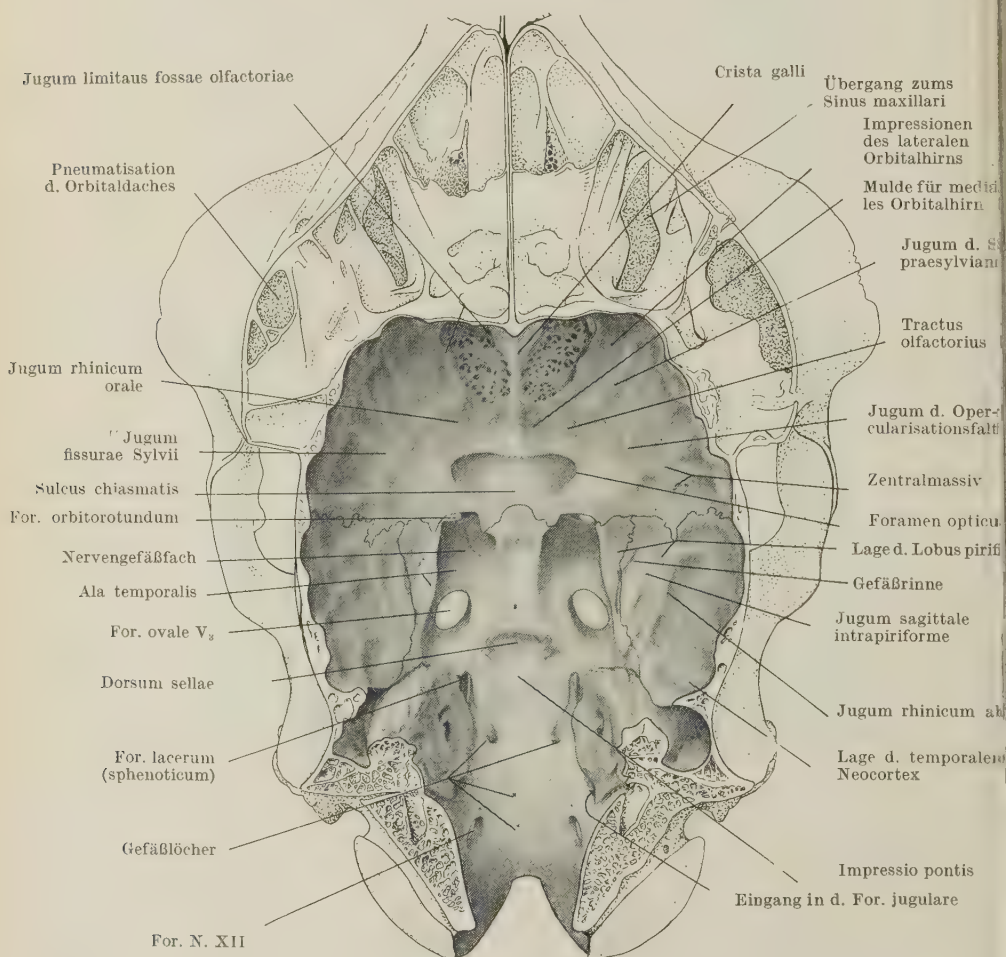


Abb. 3. *Giraffa camelopardalis*, jung erwachsenes Weibchen. Endocraniale Basisfläche

Der Sinus maxillaris ist recht weit. Hierdurch wird, wie Krieg (1944) schreibt, die Nase zu einem breiten luftgefüllten Raum, wogegen der Unterkiefer relativ schwach erscheint.

Die *Lamina interna* dieser pneumatisierten Knochen, welche die Wand des Endocraniums bildet, ist durch große luftgefüllte Zwischenräume von der *Lamina externa* getrennt. Bei den von uns untersuchten Schädeln ist die Dicke der *Lamina interna* unterschiedlich: Beim jüngeren weiblichen Tier beträgt sie eben 1 mm (Abb. 3), beim alten männlichen Tier dagegen etwa 5 mm. Diese Knochendicke soll von Alter, Geschlecht und vor allem von der *Subspecies* abhängen.

Die Pneumatisation erstreckt sich bis in die Knochenzapfen, deren Lagebeziehungen, Anzahl und Bedeutung als sekundäres Geschlechtsmerkmal von Krieg (1944) diskutiert worden sind.

Vordere und mittlere Schädelgrube sind sehr breit und haben an der Stelle, wo sie ineinander übergehen, ihre größte seitliche Ausdehnung.

Die vordere Schädelgrube besitzt nur im Mittelteil eine deutliche Begrenzung (Abb. 3), welche von der Naht zwischen Prae- und Basisphenoid und dem freien Hinterrand der *Ala orbitalis* des Sphenoids, der das Foramen orbitotundum einschließt, gebildet wird. Die Grenze zwischen vorderer und mittlerer Schädelgrube findet ihre seitliche Fortsetzung in der Naht zwischen *Alae orbitales* und *Alae temporales* sowie in der Frontoparietalnaht.

Der Boden der vorderen Schädelgrube (Abb. 1, 3) wird von der *Lamina cribriformis* und den *Alae orbitales* des Sphenoids gebildet, die bei der Giraffe größer sind als die *Alae temporales*. Unmittelbar seitlich der Bulbuskammern (Starck, 1953) wird dieser Boden nur vom vorderen und seitlichen Teil des Frontale dargestellt. An dieser Stelle findet sich eine Impression, deren Ebene der *Lamina cribriformis* etwa parallel verläuft, jedoch etwas höher als diese gelegen ist. Sie entspricht dem lateralen Orbitalhirn (Abb. 7a), das bei der Giraffe basal gelegen ist.

Rostrale und laterale Wand der vorderen Schädelgrube werden fast ausschließlich von der *Lamina interna* des Os frontale gebildet, in der sich zahlreiche deutliche *Impressiones gyrorum* und Jugalbeulen befinden, die sich bis zur Kalotte erstrecken (Abb. 2 und 3) und den Gyri und Sulci des Frontallappens entsprechen. Obwohl die Orbita recht tief ist, hat sie keinen Einfluß auf die Form des Bodens der

vorderen Schädelgrube. Das pneumatisierte Orbitaldach wölbt sich nicht konvex gegen die Schädelhöhle vor.

Die Ebene der Lamina cribrosa blickt schräg nach vorn unten und wenig nach lateral. Beide Bulbuskammern sind durch die Crista galli getrennt, deren breite Basis weit rostral liegt. Ihr freier Rand ist beim jüngeren Tier etwas abgerundet, beim erwachsenen jedoch scharfkantig, was möglicherweise auf eine Verknöcherung der Falx cerebri zurückzuführen ist. Die Crista galli reicht fast bis zum Sulcus chiasmatis. Sie unterteilt dadurch das Planum praesphenoideum. Der dorsale Eingang zur Riechgrube ist von einem halbkreisförmigen „Jugum limitans fossae olfactoriae“ (Abb. 3) umgeben, das sich deutlich abhebt. Es ist vorn oben besonders deutlich. Hinten verstreicht es, und so besteht zwischen dem Planum praesphenoideum und den Riechgruben keine scharfe Grenze. Daher ist auch der dorsale Teil der Bulbi olfactorii vom frontalen Neocortex durch eine tiefe Mulde getrennt, während es an der Basis keine Trennungsmarke zwischen Bulbus und Tractus olfactorius gibt (Abb. 4 und 6). Oberhalb des Riechgrubeneinganges erstreckt sich die Lamina interna des Os frontale, die die Vorderwand des Endocraniums bildet, mit stark ausgeprägten Impressiones gyrorum des Frontalpoles. Im Mittelteil der seitlichen Riechgrubenwand befindet sich das vom Os frontale begrenzte *Foramen ethmoideum*; nur ein kleiner Teil seiner hinteren Begrenzung wird von der Ala orbitalis gebildet. Dieses Foramen ethmoideum ist in der Basalansicht durch das Jugum limitans fossae olfactoriae verdeckt, auch im Medianschnitt ist es nicht zu sehen.

Das horizontal gelegene *Planum praesphenoideum* (Abb. 3) wird, wie schon erwähnt, durch die Crista galli geteilt. Jede Hälfte weist zwei Mulden auf: eine mediale, unmittelbar neben der Crista galli gelegene, die dem medialen Orbitalhirn (Gyrus rectus) entspricht, und eine laterale, welche durch den Tractus olfactorius in der unmittelbaren Verlängerung des Bulbus verursacht wird.

Hinter diesem Planum praesphenoideum findet sich ein trapezförmiges Areal, dessen längste Seite vorn liegt. Hier findet man den Sulcus chiasmatis und seitlich davon, schräg nach vorn verlaufend, je einen Sulcus fasciculi optici. Der Sulcus chiasmatis ist gegen das Planum praesphenoideum beim jungen Tier (Abb. 3) durch einen freien scharfen Rand abgegrenzt, der auch seitlich das Foramen opticum begrenzt. Der Mittelteil dieses Randes verstreicht beim

alten Tier (Abb. 2), wodurch das Gebiet des Sulcus chiasmatis im gleichen Niveau wie das Planum praesphenoidum liegt. Beim jungen Tier liegt es etwas unter diesem Niveau und wird somit zum tiefsten Teil der vorderen Schädelgrube. Unmittelbar hinter dem Sulcus chiasmatis ist die Naht zwischen Prae- und Basisphenoid (Synchondrosis intersphenoidalis) zu erkennen. Sie bleibt auch bei unserem ältesten Tier sichtbar (Abb. 2).

Die mittlere Schädelgrube ist ebenfalls sehr breit, dafür aber, vor allem im mittleren Teil, relativ kurz.

Entsprechend dem Vorgehen von Simon (1955) beschreiben wir von medial nach lateral das Gebiet der Sella turcica, das Nerven-gefäßfach und das Temporalhirnfach.

Das Sellagebiet ist gestreckt. Lateral ist es gegen das Nerven-gefäßfach deutlich durch eine Knochenkante abgegrenzt (Abb. 3), die nach hinten zu etwas abgeflacht, aber in ihrem vorderen Teil scharfkantig ist. Beim alten Tier ist sie weniger ausgeprägt, obgleich man überall deutlich eine Grenzmarke zwischen Sellagebiet und Nervengefäßfach erkennt. Das Gebiet der Sella ist nach hinten zu am breitesten und zugleich am tiefsten. Dort liegt es auf dem gleichen Niveau wie das Nervengefäßfach. Nach vorn steigt es allmählich bis zur Höhe des Praesphenoids an (Abb. 2). Dies findet zugleich einen Ausdruck in der Basalansicht des Endocranialausgusses (Abb. 4). Dort bleibt der hintere, breite, abgerundete Teil im gleichen Niveau wie die lateralen Formationen, welche dem N. trigeminus entsprechen.

Bei allen untersuchten Giraffenschädeln findet sich ein schon beim Säugling (Abb. 8) deutlich ausgebildetes Dorsum sellae. Es ist nach vorn eingewinkelt — nicht so stark wie beim Schwein, jedoch erheblicher als beim Rind — und besitzt schon bei jungen Tieren einen gut ausgeprägten Processus dorsi sellae. Beim alten erwachsenen Tier sind der Processus sellae medius und das Tuberculum sellae stark verknöchert und durch Knochenbrücken untereinander verbunden. Sie begrenzen an jeder Seite des vorderen Sellagebietes eine Durchtrittsöffnung für die A. carotis interna. Dorsum sellae und Fossa hypophyseos sind deutlich ausgeprägt.

Kladetzky (1954) gibt an: „Die Hypophyse der Giraffe liegt — wie auch beim Elefanten — flach der Schädelbasis auf, die an der entsprechenden Stelle aber weder eine Sellabildung noch eine Mulde erkennen läßt.“ Diese Angabe ist mit unseren Befunden an einem

umfangreicheren Material nicht zu vereinbaren, darf also keinesfalls verallgemeinert werden. Es bleibe dahingestellt, ob es sich um eine individuelle Variante oder um ein Artefakt gehandelt hat. Keinesfalls liegt eine Altersdifferenz dem unterschiedlichen Befund zugrunde. Unser 10 Tage altes Tier zeigt (Abb. 8) ein sehr deutliches Dorsum sellae. Dieses ossifiziert selbständig, ohne Zusammenhang mit dem Basisphenoidkern, und liegt unmittelbar vor und über der Synchondrosis sphenooccipitalis. Erfahrungsgemäß geht das Dorsum bei der Entnahme des Gehirnes häufig verloren.

Die Messungen der frischen Hypophyse von Giraffe 2 (jung erwachsenes Weibchen) und Gegenüberstellung zu den Angaben im Schrifttum ergab:

	♀, jung erwachsen	♂, 15jährig, Hanström	Kalb, 3 Monate, nach Hanström	Ohne nähere Angabe, nach Kladetzky
Größte Länge	23,00 mm	38,00 mm	16,00 mm	20,00 mm
Größte Breite	21,00 mm	20,50 mm	—	14,00 mm
Größte Höhe	12,00 mm	14,00 mm	—	6,00 mm
Gewicht	3,255 g	—	—	1,75 g

Der nach hinten unten gerichtete Hypophysenstiel ist kurz und breit. Der Recessus infundibuli endet im vorderen Drittel der Hypophyse, wie bereits von Hanström (1952) und Kladetzky (1953) beschrieben wurde.

Lateral des Sellagebietes und von diesem durch einen Knochenrand getrennt, finden wir das in transversaler Richtung konkave Nervengefäßfach. Es wird fast ganz vom N. trigeminus ausgefüllt. Seitlich davon befindet sich ein von rostral nach caudal verlaufender scharfer Knochenrand (Abb. 2 und 3), der die Grenzmarke zum Temporalhirngebiet darstellt.

Dieses Fach wird von den Alae temporales gebildet, die aber noch weiter nach außen über seine laterale Grenze hinausreichen (Abb. 3).

Das Nervengefäßfach ist tief. In der Lateralansicht des Endocranialausgusses sieht man seinen Inhalt weit aus der Basis herausragen (Abb. 6). In dieser Blickrichtung wird dadurch das Sellagebiet verdeckt. Es ist hervorzuheben, daß das Fach beim Schädel des alten Tieres etwas schmaler und flacher als am jungen ist.

Nach hinten reicht das Nervengefäßfach bis zum Felsenbein. Seine vordere Begrenzung ist eine nach rostral gerichtete Öffnung, welche die von Black (1915) beschriebene Vereinigung des Foramen lacerum orbitale mit dem Foramen rotundum darstellt (Foramen orbitorotundum). Es bildet die Durchtrittsstelle der Nn. oculomotorius, trochlearis, abducens und des ersten und zweiten Trigeminusastes. Den Trigeminusanteil erkennt man am Endocranialausguß in der Basalansicht als längliche Vorwölbung besonders deutlich (V_{1+2}). Hinten befindet sich in dieser Vorwölbung eine Furche. Dadurch entstehen zwei Abschnitte: der mediale entspricht dem

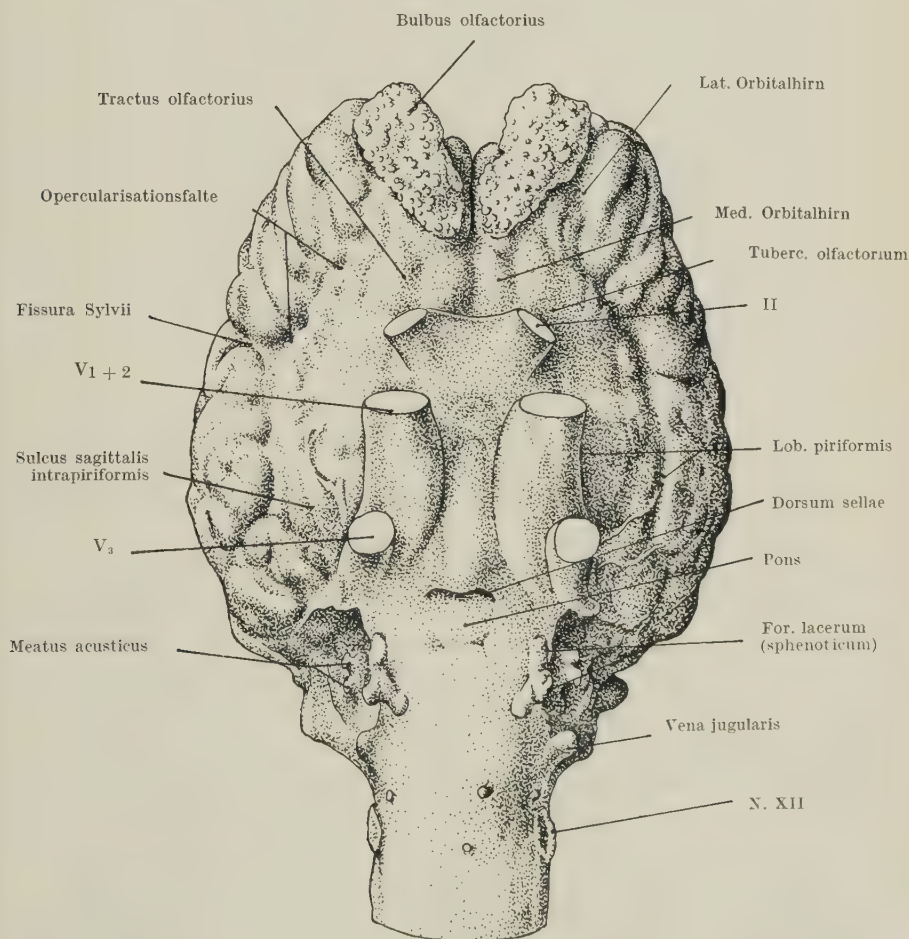


Abb. 4. Endocranialausguß, gleiches Objekt wie Abb. 3. $\frac{2}{3}$ nat. Gr., von basal her gesehen

Ramus ophthalmicus, der seitliche dem Ramus maxillaris des N. trigeminus. In der Schädelbasis liegen an entsprechender Stelle zwei Mulden. Das Foramen orbitorotundum ist fast kreisförmig. Sein vertikaler Durchmesser ist mit etwa 1,5 cm fast gerade so weit wie der Niveauunterschied zwischen Prae- und Basisphenoid.

Im hinteren Gebiet des Nervengefäßfaches führt eine Rinne zum Foramen ovale. Dieses ist weit und besitzt beim jungen Tier einen scharfen Rand (Abb. 3). Beim älteren Tier treten jedoch im vorderen Teil des Randes nach hinten gerichtete Knochenzacken auf (Abb. 2). Dadurch wird das Foramen scheinbar enger als beim jungen Tier. Sowohl in der Basal- (Abb. 4) als auch in der Lateralansicht (Abb. 6) ist am Endocranialausguß die dieser Rinne entsprechende Vorwölbung zu erkennen (V_3), der Ramus mandibularis des Trigeminus.

Seitlich und etwas höher als das Nervengefäßfach ist das Temporalhirnfach gelegen, das nach innen von diesem durch den schon beschriebenen Knochenrand abgetrennt ist. Das Temporalhirnfach erstreckt sich jedoch weiter nach hinten über die obere äußere Fläche des Felsenbeins.

Die Crista petrosa bildet die Grenze zwischen mittlerer und hinterer Schädelgrube. Beim alten Tier ist auf sie noch ein Knochenkamm aufgesetzt, an dem das Tentorium ansetzt (Abb. 2).

Folgende Knochen begrenzen das Temporalhirnfach: hinten Squama temporalis und Os petrosum, vorn das Parietale. Ein kleiner, ganz innen gelegener und dem Nervengefäßfach benachbarter Bezirk wird von den Alae temporales gebildet.

Der am weitesten medial gelegene Teil dieses Faches weist im Endocranium eine Mulde auf (Abb. 3). Ihr entspricht am Endocranialausguß eine Vorwölbung (Abb. 6) des Lobus piriformis. Diese Vertiefung ist seitwärts deutlich durch ein Jugum begrenzt (Abb. 3) und stellt den hinteren Abschnitt der Fissura rhinica dar (Abb. 7a). Der Boden dieser Mulde ist beim alten Tier etwas stärker einwärts geneigt. Er besitzt noch ein weiteres Jugum, das parallel zum ersten verläuft, jedoch nicht so ausgeprägt ist. Es wird von Simon „Jugum sagittale intrapiriforme“ genannt und entspricht dem Sulcus sagittalis intrapiriformis (Abb. 7a).

Seitlich der Impression des Lobus piriformis liegt das Gebiet des neocorticalen Temporalhirns, das durch zahlreiche Impressiones und Juga gekennzeichnet ist.

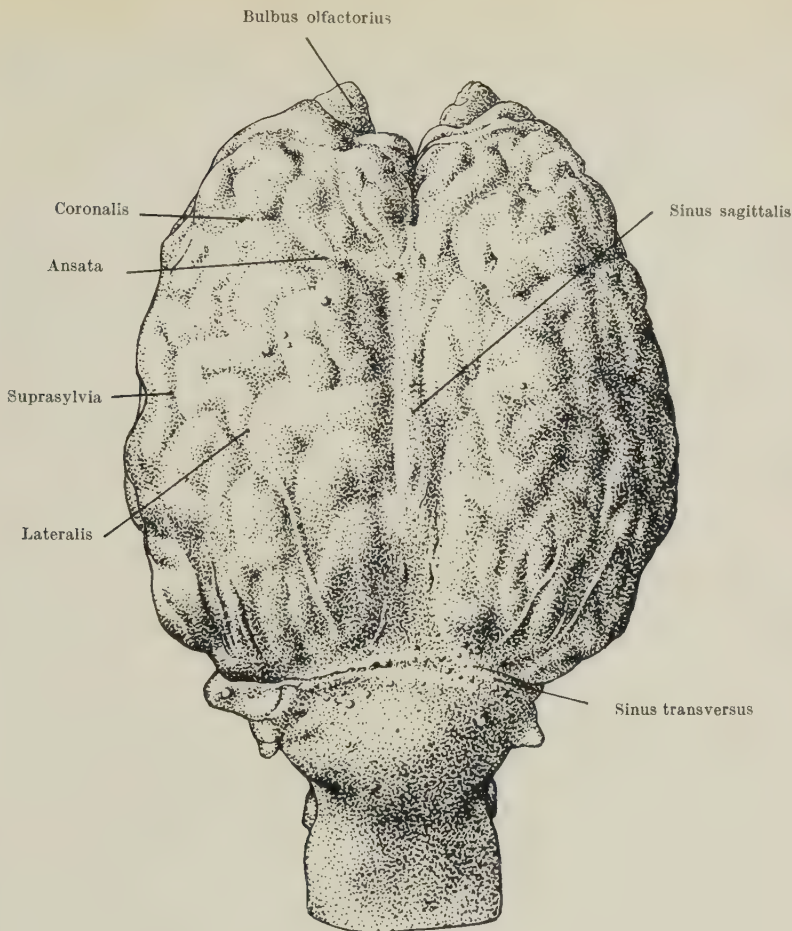


Abb. 5. Gleiches Objekt wie Abb. 4, von dorsal her gesehen, $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

Bei adulten Tieren findet sich eine *Crista squamosa* (Abb. 2), die beim jugendlichen nicht deutlich ausgebildet ist.

Am Gehirn ist die Trennungslinie zwischen Palaeo- und Neocortex sehr deutlich als *Fissura rhinica* zu erkennen, die als eine gekrümmte, nach medial (Abb. 7a) und unten (Abb. 7c) konkave Linie lateral des Bulbus olfactorius nach hinten bis über den Temporallappen verläuft.

Entsprechend der *Fissura rhinica* finden wir am Endocranium ein Jugum, das von Simon (1954/55) als *Jugum rhinicum* bezeichnet wurde.

Dieser Autor nennt den vorderen Teil „Jugum rhinicum orale“. Bei Ungulaten zieht es vom Mittelteil des „Jugum limitans fossae olfactoriae“ bis zu einer Vorwölbung der lateralen Endocranialwand, die von Spatz „Zentralmassiv“ genannt wird. Dieser Knochenverdickung entspricht am Ausguß eine Einsenkung, die mit Teilen der Insel und dem Eingang der Fossa sylvii korrespondiert. Als Äquivalent des Jugum rhinicum orale finden wir am Gehirn die Fissura rhinica anterior. Dem Teil des Jugum rhinicum, der sich, ausgehend vom Zentralmassiv, nach hinten zum Gebiet des Temporallappens erstreckt, dem Jugum rhinicum aborale, entspricht die Fissura rhinica posterior. Simon fand am Endocranium kleiner Wiederkäuer und Pferde, daß die Impressionen der A. meningica media und ihre Äste radiär zum Zentralmassiv verlaufen und hier das Jugum rhinicum unterbrechen.

Bei der Giraffe ist das *Jugum rhinicum orale* nicht sehr markant. Es ist nur sein vorderster Abschnitt zu erkennen (Abb. 3), welcher als Fortsetzung des Jugum limitans fossae olfactoriae nach hinten und ein wenig seitwärts verläuft. Dieser vorderste Anteil entspricht dem äußeren Rand der bereits bei der vorderen Schädelgrube beschriebenen Impression des Tractus olfactorius. Das Jugum rhinicum verstreicht in der Grube nach hinten zu völlig. Jedoch ist der gesamte Verlauf der Fissura rhinica anterior am Gehirn selbst sehr deutlich. Im Ausguß (Abb. 4) ist der rostrale Teil dieser Fissur, entsprechend den Befunden am Endocranium, markiert.

Das Jugum rhinicum orale liegt basal. Medial davon ist der Boden des Endocraniums glatt, weil hier Riechhirn, insbesondere das Gebiet des Tractus olfactorius, liegt. Nur im medialen Teil des Planum praesphenoideum findet sich eine Impression des frontalen Neocortex, die Impression des medialen Orbitalhirns (Gyrus rectus).

Dorsal zu dem Jugum rhinicum orale liegen zahlreiche Impressiones und Juga, die sich bis zur Kalotte hin erstrecken. Eines dieser Juga ist besonders deutlich ausgeprägt und bleibt basal. Ohne Kontrolle am Gehirn wäre es leicht mit dem Jugum rhinicum orale zu verwechseln, vor allem am Endocranium des alten männlichen Tieres (Abb. 2). Dort erscheint es als Fortsetzung des Jugum rhinicum orale. Aber im Vergleich mit dem Gehirn läßt sich nachweisen, daß es durch die Opercularisationsfalte („Pli d'operculation“, Friant, 1939) bedingt ist, wie aus Abbildung 7 zu entnehmen ist. Unterhalb des zuletzt beschriebenen Jugum liegen die Impressiones

gyrorum, verursacht durch die Gyri der Insel, die auf der rechten Schädelseite des männlichen Tieres besonders ausgeprägt sind (Abb. 2). Auf der linken Seite sind sie dagegen kaum zu erkennen. Im Endocranium der jungen weiblichen Giraffe sind sie noch undeutlicher, jedoch sind sie auch hier rechts etwas stärker. Von der Mitte des Jugums, welche der Opercularisationsfalte entspricht, entspringt senkrecht ein weiteres kurzes, aber hohes Jugum (Abb. 2 und 3) der Fissura Sylvii (Abb. 7 a und c). Desgleichen bedingt die Fissura praesylvia ein kräftiges Jugum (Abb. 3) an der Schädelbasis, das seitlich die bereits bei der vorderen Schädelgrube

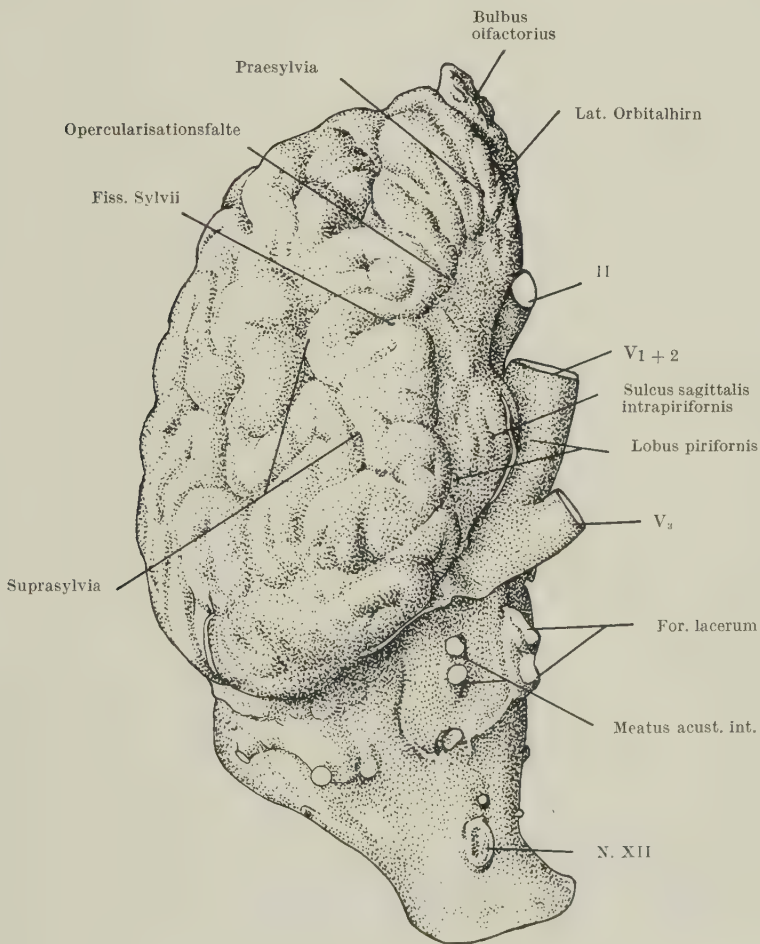


Abb. 6. Gleiches Objekt wie Abb. 4 u. 5, von rechts her gesehen, $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

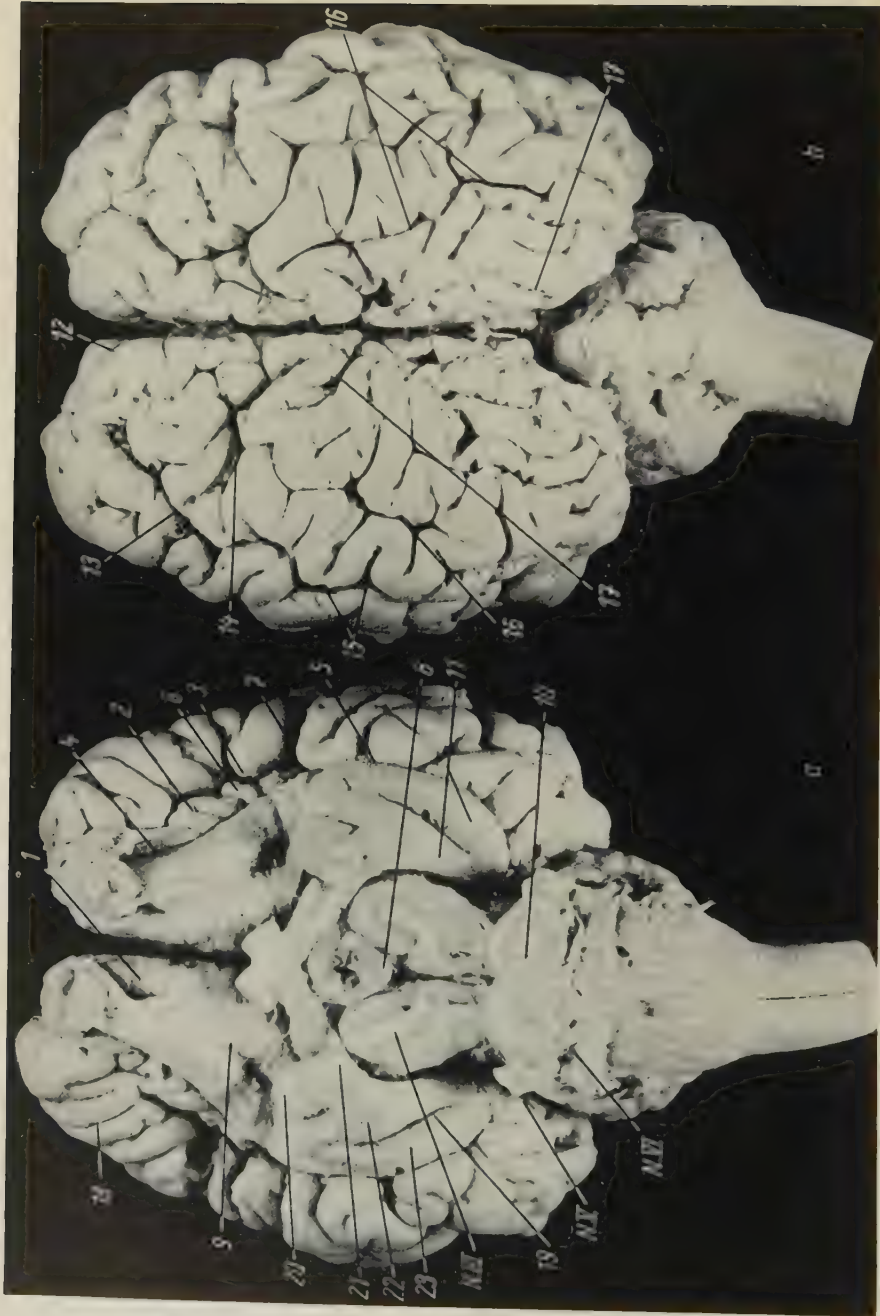


Abb. 7b

Abb. 7a

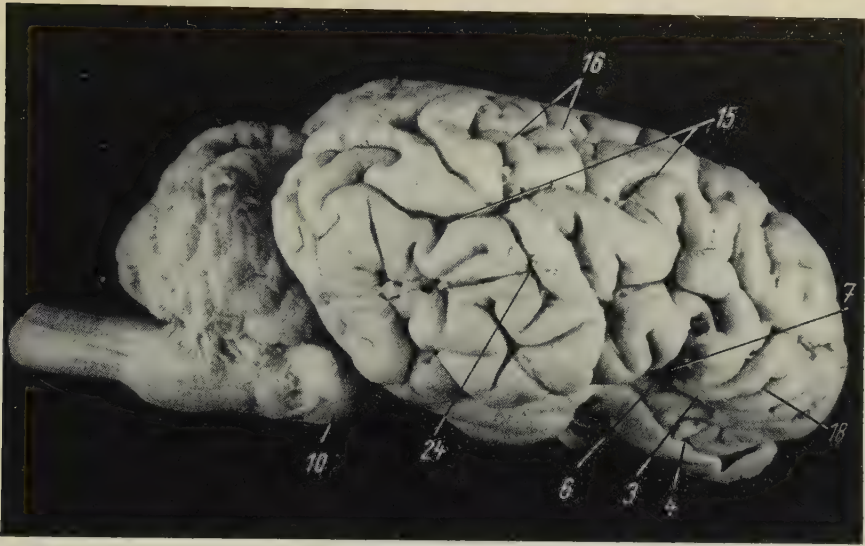


Abb. 7c

Abb. 7. *Giraffa camelopardalis*, jung erwachsenes Weibchen, Gehirn in der Ansicht von basal, dorsal und lateral (Hirngewicht frisch 620 Gramm)

- | | |
|--|---|
| 1) mediales Orbitalhirn | 14) Ansata |
| 2) laterales Orbitalhirn | 15) Suprasyllvia |
| 3) Operkularisationsfalte | 16) Lateralis |
| 4) Fissura rhinica oralis | 17) Entolateralis |
| 5) Fissura rhinica aboralis | 18) Praesylvia |
| 6) Inselgebiet | 19) Sulcus sagittalis lat. (S. sag. intra-piriformis) |
| 7) Fiss. lat. Sylvia | 20) Gyrus ambiens |
| 8) Corpus mamillare | 21) Gyrus lunatus |
| 9) Tuberculum olfactorium (parolfactorium) | 22) Hippocampuswulst (Haller) |
| 10) Pons | 23) Gyrus sagittalis lateralis |
| 11) Lobus piriformis | 24) Ramus descendens suprasyllviae |
| 12) Cruciata | |
| 13) Coronalis | |

erwähnte Impression begrenzt und außerhalb der Riechgruben als Impression des lateralen Orbitalhirns erscheint. Das Zentralmassiv ist also bei der Giraffe in rostrocaudaler Richtung sehr lang, ventrodorsal dagegen sehr schmal und besitzt keine Impressiones der A. cerebri media. Alle am Schädel als Juga beschriebenen Sulci des Gehirns sind auch am Ausguß zu erkennen (Abb. 4 und 6).

Das *Jugum rhinicum aborale*, welches das Äquivalent der Fissura rhinica posterior ist, tritt beim jungen Tier deutlicher hervor als beim adulten. Es zeigt sich in den vorderen zwei Dritteln als vorspringender Knochenkamm, der das Jugum der Operculisationsfalte nach rostro-caudal fortsetzt. Im hinteren Drittel ist es nicht

so deutlich und ändert seine Verlaufsrichtung, sich nach innen wendend, um dort die nur wenig ausgeprägte *Crista squamosa* zu erreichen. Wie bereits erwähnt, ist das *Jugum rhinicum aborale* beim alten erwachsenen Tier nicht deutlich ausgebildet. Es erscheint gleichfalls als Verlängerung des *Jugum* der *Operculisationsfalte*. In diesem Fall verstreicht das *Jugum rhinicum aborale*, bevor es die *Crista squamosa* erreicht.

Das *Jugum rhinicum aborale* unterteilt das Temporalhirnfach in zwei Mulden: eine mediale für den Lobus piriformis und eine laterale für den neocorticalen Anteil des Temporallappens. Beim adulten Tier liegt die seitliche Mulde tiefer als beim jungen. Sie enthält die *Impressiones gyrorum* des Lobus temporalis. Auch in der übrigen seitlichen Wand und in dem Kalottenabschnitt über der mittleren Schädelgrube finden sich *Impressiones* von Gyri anderer neocorticaler Teile des Telencephalons.

Medial vom *Jugum sagittale intrapiriforme* liegt in der Impression des Lobus piriformis eine Rinne, die einem auch gut erkennbaren Gefäß entspricht (Abb. 3).

Die hintere Schädelgrube ist lang und schmal. Vertikaler und horizontaler Durchmesser nehmen nach hinten ab; nur am Foramen occipitale magnum vergrößert sich der vertikale Durchmesser wieder ein wenig (Abb. 1 und 2) im Verhältnis zu den unmittelbar davorliegenden. Diese Zunahme ist bedingt durch eine Neigung des hinteren Abschnittes der Schädelbasis. Insgesamt ist diese Schädelgrube trichterförmig. Sie wird von der oberen inneren Seitenfläche des Felsenbeins, dem Occipitale und der Hinterseite des Dorsum sellae gebildet.

Den Boden dieser Grube stellt die cerebrale Fläche des Basioccipitale dar, die im wesentlichen gradlinig verläuft, während sie sich insgesamt nach hinten stark abwärts neigt, bis sie mit der pharyngealen Basisfläche zusammentrifft. Die pharyngeale Basisfläche ist fast in ihrer gesamten Ausdehnung völlig eben.

Im vorderen Teil liegt am Boden eine eben erkennbare Impressio pontis. Sie befindet sich an der Hinterseite des Dorsum sellae und im Vorderteil des Basioccipitale und reicht nach hinten bis zu einem niedrigen, transversalen, kammartigen Knochenvorsprung an der Schädelbasis, der dem Sulcus zwischen Pons und Medulla oblongata entspricht. Das Gebiet des Pons läßt sich sowohl am Ausguß (Abb. 4) als auch am Gehirn (Abb. 7a, c) abgrenzen. Seine Be-

ziehungen zum Boden des Endocraniums sind in Abbildung 8 am Sagittalschnitt durch den gesamten Kopf eines Säuglings dargestellt.

Hinter der Impressio pontis liegen einige Foramina für den Durchtritt der die Basis versorgender Gefäße. Sowohl die Gefäßlöcher als auch die Impression sind in Abbildung 3 zu erkennen.

Bei allen von uns untersuchten Schädeln fand sich konstant ein kleines, unmittelbar vor dem Foramen n. hypoglossi gelegenes Gefäßloch.

Abbildung 8 zeigt einen etwas paramedian geführten Sagittalschnitt durch den gesamten Kopf einer 10 Tage alten männlichen Giraffe *camelopardalis*.

Zunächst fallen die runde Gestalt der Großhirnhemisphäre, die große Schnittfläche des Kleinhirns im Verhältnis zur Hirnhemisphäre und die langgestreckten Nasenhöhlen auf.

Letztere sind durch die Laminae cribriformes die sich über das Niveau der Basis erheben und mit ihr einen nach dorsal offenen Winkel bilden nach hinten abgeschlossen, Am Schnitt läßt sich deutlich erkennen, wie die Lamina cribriformis sich von der Basisrichtung nach oben abwinkelt. Sie blickt fast nach rostral und wird von den Fila olfactoria durchbohrt. Die Nasenhöhlen liegen insgesamt praecerebral. In ihnen finden sich zwei Corpora cavernosa, von denen eines über und hinter, das andere unter dem Gaumen liegt. Das erste setzt sich an der Seite auf das hier entfernte Nasenseptum fort (Abb. 8). Zu beachten ist auch die Lagebeziehung der Sinus frontales und des Sinus sphenoidalis zur Nasenhöhle.

Wie bereits erwähnt, sind die Knochen der Basis langgestreckt und spongiös. Die Lage der Synchondrosis intersphenoidalis und sphenooccipitalis und der Winkel zwischen pharyngealer Basisfläche und Gaumenebene wurden bereits besprochen. Der Schädel ist als klinorhynch zu bezeichnen.

Die Hirnhemisphäre ist abgerundet und nicht sehr groß. Den kürzesten Krümmungsradius besitzt sie am Frontalpol. Wie Abbildung 8 zeigt, befinden sich an der Innenfläche der Hemisphäre die Sulci splenialis und splenialis I (Friant, 1939). Der Bulbus olfactorius ist nach rostral orientiert und liegt vollständig subcerebral. Das Corpus callosum verläuft vom Knie bis zum Splenium caudo-dorsal, deshalb liegt letzteres erheblich höher als das Knie. Die Commissura rostralis erscheint unterhalb des Rostrum corporis

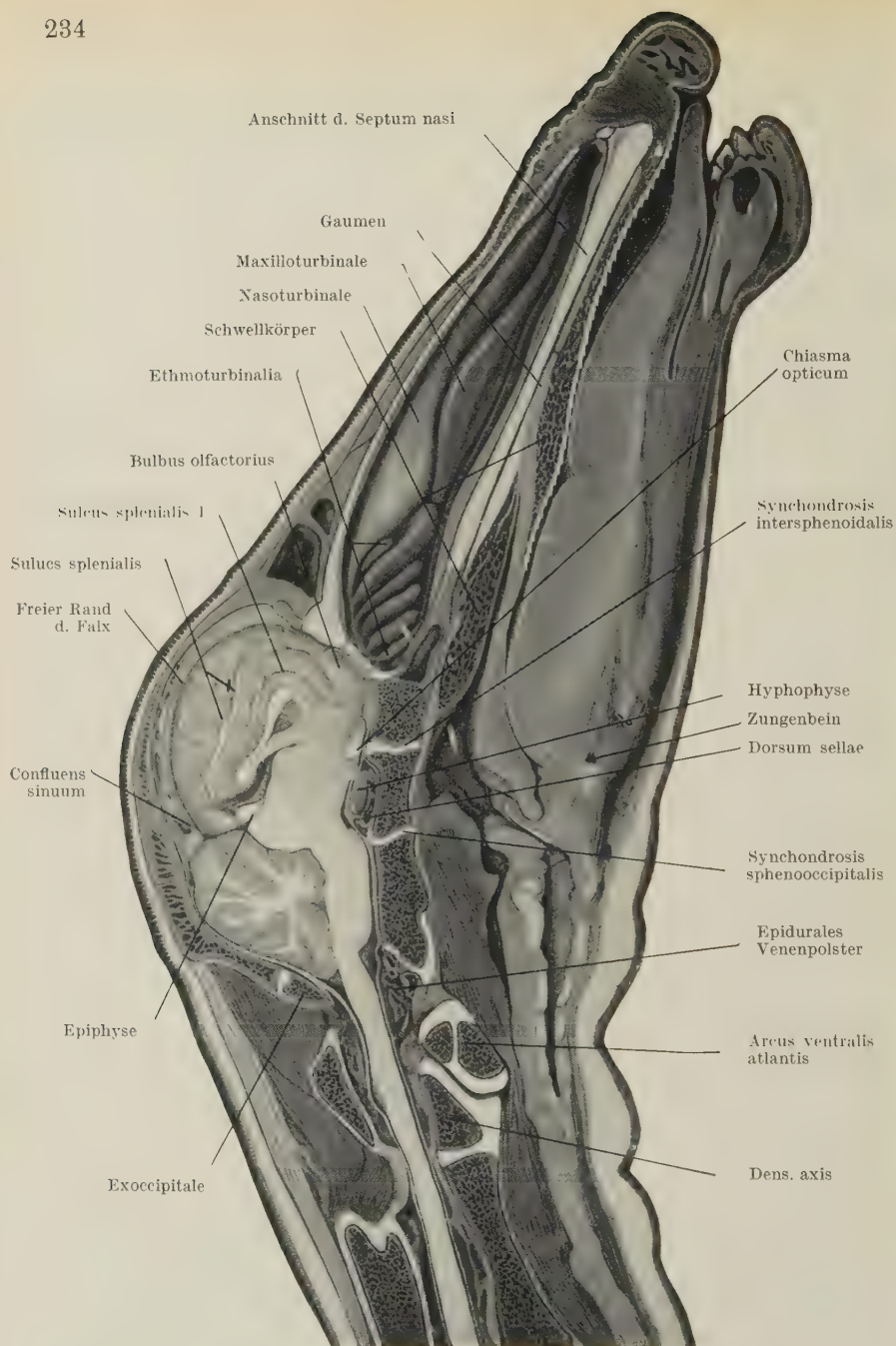


Abb. 8. Etwas paramedian gelegter Sagittalschnitt durch den Kopf eines 10 Tage alten Männchens von *Giraffa camelopardalis*. Beachte die schwache Ausbildung der Falx cerebri, die nahezu freie Lage des Kleinhirnes, die subcerebrale Lage der Bulbi olfactorii und die Ausbildung eines Dorsum sellae. Ferner ist zu beachten, daß die Medulla oblongata nicht das Foramen magnum ausfüllt

callosi. Eine *Massa intermedia* ist vorhanden, allerdings auf dem paramedian liegenden Schnitt nicht zu sehen. Der vordere Teil der *Falx cerebri* erscheint als Fortsetzung des Periostüberzuges der *Crista galli* (Abb. 8). Im vorderen Drittel ist sie sehr schmal, und ihre beiden Durablätter liegen eng aneinander. Weiter hinten weichen sie an der Basis auseinander, um den *Sinus sagittalis sup.* einzuschließen. In seinem hinteren Teil befindet sich eine Kommunikationsöffnung zum *Sinus transversus*. Der freie Rand der *Falx cerebri* senkt sich nicht sehr tief zwischen die Hemisphären, so daß die *Falx* nur ein sehr schmales Gebiet der Innenseite der Hemisphäre bedeckt. Die *Falx* ist wenig mehr als eine Sichelleiste (Hochstetter).

Etwa 1 cm hinter dem *Splenium corporis callosi* liegt die vor allem in Anbetracht des jugendlichen Alters des Tieres recht große Epiphyse. Von der Umgebung der Epiphyse sowie vom *Recessus suprapinealis* erstrecken sich Bindegewebszüge, die die *V. cerebialis magna* umkleiden, fast vertikal zur *Falx cerebri*.

Es wurde bereits erwähnt, daß die Hypophysengrube sehr gut ausgebildet ist, und schon in dieser Altersstufe findet sich ein deutliches *Dorsum sellae*. In der Sella liegt die völlig von Dura umgebene Hypophyse. In der Abbildung ist der hinter der Hypophyse gelegene Teil des *Sinus cavernosus* zu sehen. Das *Diaphragma sellae* setzt hinten am oberen Rand des *Dorsum sellae* an. Das *Chiasma fasciculorum opticorum* liegt vor der Hypophyse und oberhalb der *Synchondrosis intersphenoidalis*.

Das Kleinhirn liegt hinter der Hemisphäre, von dieser unbedeckt, und hinter der nach caudal blickenden *Lamina quadrigemina* und oberhalb von *Pons* und *Medulla oblongata*. Es ist durch das *Tentorium cerebelli* von der Hemisphäre getrennt, dessen freier Rand in der Abbildung kaum zu sehen ist. Bei diesem jungen Tier war keine Verknöcherung des *Tentoriums* zu finden.

Die relativ kurze *Pons* lehnt sich an das *Dorsum sellae*. Ein *Sinus basilaris* fand sich entgegen der Vermutung von Black (1915) nicht.

Zuletzt soll noch eine Besonderheit erwähnt werden: Gegenüber der Stelle, an der sich die endocraniale Basisfläche nach abwärts neigt, ist eine verhältnismäßig große Delle in der *Medulla oblongata* zu finden. An dieser Stelle findet sich ein außergewöhnlich umfangreiches epidurales Venengeflecht (Abb. 8). Es existiert also zwischen Schädelbasis und *Medulla* ein freier Raum, dessen Bedeutung noch zu diskutieren sein wird.

2. Okapi

Der Ausguß des Okapischädels erscheint in der Basal- und Dorsalansicht (Abb. 10–12) gestreckter als der Endocranialausguß der Giraffe. Ohne Berücksichtigung der langgestreckten Bulbi olfactorii beträgt seine Querachse nur etwa ein Drittel der Längsachse. Dagegen kommt diese Streckung in der Lateralansicht nicht sehr deutlich zum Ausdruck, da der größte Vertikaldurchmesser etwas mehr als die Hälfte des Längsdurchmessers beträgt (Abb. 10 und 11). Von der Stelle der größten Breite und Dicke nehmen Vertikal- und Transversaldurchmesser beim Okapi nach rostral relativ schneller ab als bei der Giraffe. Dabei ist der Frontalpol mehr zugespitzt, während er bei der Giraffe kugelig abgerundet erscheint.

Der langgestreckte Gesichtsschädel liegt vor dem Hirnschädel und ist gegen ihn nicht abgeknickt. Der Schädel ist daher als nahezu orthocran zu bezeichnen (Abb. 1b).

Die Lamina cribriformis liegt über dem Niveau der übrigen Schädelbasis. Die Bulbi olfactorii befinden sich, ebenso wie die langgestreckten Nasenhöhlen, völlig praecerebral.

Der Okapischädel ist ebenfalls stark pneumatisiert, doch ist die Lokalisation der pneumatischen Räume eine andere als bei Giraffa.

Der Sinus frontalis besitzt große Zellen und erfüllt das gesamte Nasenbein. Auch die Sinus sphenoidalis und maxillaris sind sehr ausgedehnt. Letzterer erstreckt sich besonders nach unten und nach der Mitte hin. Infolgedessen ist der Boden der Nasenhöhle vom Mundhöhlendach im Gegensatz zur Giraffe durch den pneumatisierten knöchernen Gaumen getrennt (Abb. 9 und 13). Dagegen ist das Parietale nicht pneumatisiert; die Lamina interna dieses Knochens ist durch eine relativ dichte, aber aus zarten Bälkchen bestehende Spongiosa mit der Lamina externa verbunden. Nach occipital wird diese Spongiosa lockerer.

Insgesamt ist beim Okapi die Pneumatizität rostral ausgeprägter als bei der Giraffe, erstreckt sich dafür nicht soweit nach kaudal.

Im Bereiche der Fronto-Parietal-Naht findet man bei dem vorliegenden Okapischädel ein Paar Knochenzapfen, die ein sekundäres Geschlechtsmerkmal darstellen und auf ein männliches Tier schließen lassen (Grassé, 1955).

Die Schädelbasis ist gestreckt, ihre cerebrale Fläche ist praktisch völlig eben, desgleichen der vordere Abschnitt der pharyngealen

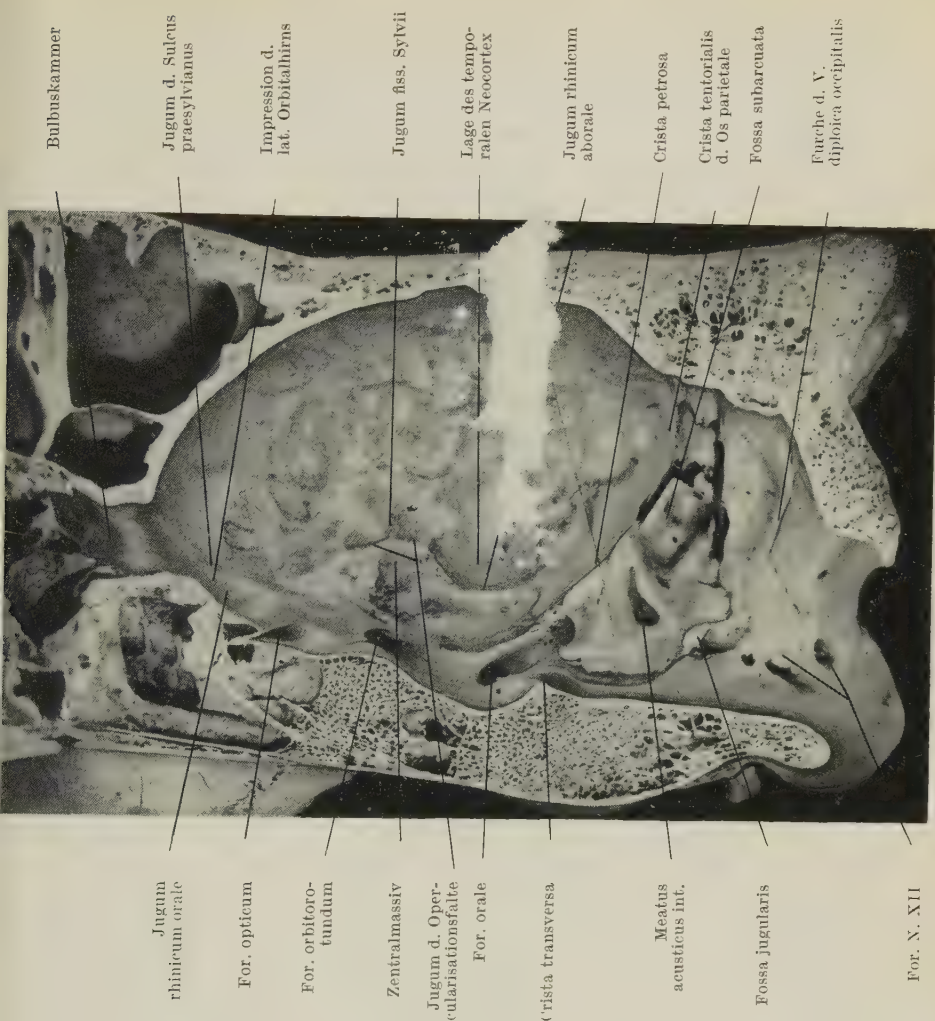


Abb. 9. Medianschnitt des Schädels von *Okapia johnstoni*, erwachsenes Männchen, Relief des Endocraniums. Beachte Form und Lage der Bulbuskammern

Fläche, die jedoch hinter der Hypophysengrube nach dorsal abgewinkelt ist (Abb. 9). Bei der Giraffe (vgl. S. 217) war umgekehrt die pharyngeale Basisfläche eben, während die cerebrale Fläche sich kurz vor dem Foramen occipitale stark nach ventral neigte.

Die vordere Schädelgrube ist relativ lang und nicht sehr breit. Wie bereits erwähnt, nehmen ihre horizontalen und verti-

kalen Durchmesser (ganz besonders die letzteren) nach rostral sehr schnell ab.

Am Okapischädel konnten wir endocranial keine Sutura frontoparietalis finden. Aus der Lage dieser Naht an der Schädelaußenseite läßt sich entnehmen, daß sie recht weit rostral liegen muß. Darum läßt sich nicht sicher feststellen, ob die Lateralwand der vorderen Schädelgrube von einem Teil des Frontale oder ausschließlich von Parietale und der Ala orbitalis des Keilbeins gebildet wird. Die Vorderwand besteht lateral aus der Lamina interna des Os frontale. An der Bildung des Bodens sind das Planum praesphenoideum und die schon erwähnte Ala orbitalis beteiligt, die beim Okapi und ebenso bei der Giraffe viel ausgedehnter ist als die Ala temporalis.

Die Grenze zur mittleren Schädelgrube bildet der hintere, freie Rand der Ala orbitalis, der ebenso wie bei der Giraffe, den oberen Teil des Randes des Foramen orbitorotundum darstellt.

Die Bulbuskammern sind sehr lang und liegen vor der eigentlichen Schädelhöhle. Die Lamina cribriformis liegt so weit rostral, daß sie deshalb nicht als Anteil des Bodens der vorderen Schädelgruppe angesehen werden kann. Der großen Länge der Riechgruben des Okapi entspricht ein den Frontallappen erheblich nach rostral überragender Bulbus olfactorius (Abb. 12–14). Der Riechgrubeneingang wird lateral durch einen breiten, abgestumpften Rand begrenzt, der kaum der Definition eines Jugum limitans fossae olfactoriae entspricht. Das Foramen ethmoideum ist gut zu erkennen, und am Ausguß zeichnen sich die hindurchtretenden Gefäße deutlich ab (Abb. 10).

Die Crista galli unterteilt als eine sagittale Zwischenwand beide Kammern. Sie besteht aus zwei an ihrem Hinterrand vereinigten Knochenlamellen, die zwischen sich einen pneumatisierten Raum enthalten, der sich nach caudal zum Sinus sphenoidalis hin öffnet. Der Hinterrand verläuft vor allem senkrecht, aber nach unten geht er in einer Biegung in das Planum praesphenoideum über. Im abgebildeten Sagittalschnitt ist die Crista galli entfernt, um den Einblick in die Bulbuskammer zu gestatten (Abb. 9).

Hinter den Riechgruben befindet sich das in der Medianlinie sehr kurze Planum praesphenoideum. Es wird vom hinteren Rand der Crista galli unterteilt. In ihm findet sich eine durch das mediale Orbitallhirn (Gyrus rectus, Abb. 10) hervorgerufene mediale sowie eine durch den Eindruck des Tractus olfactorius verursachte laterale

Vertiefung. Letztere erweitert sich nach hinten und weist dort die sehr seichte Impressio parolfactoria auf, die von Simon (1955) bei anderen Ungulaten beschrieben wurde und die dem Tuberculum olfactorium entspricht (Abb. 10).

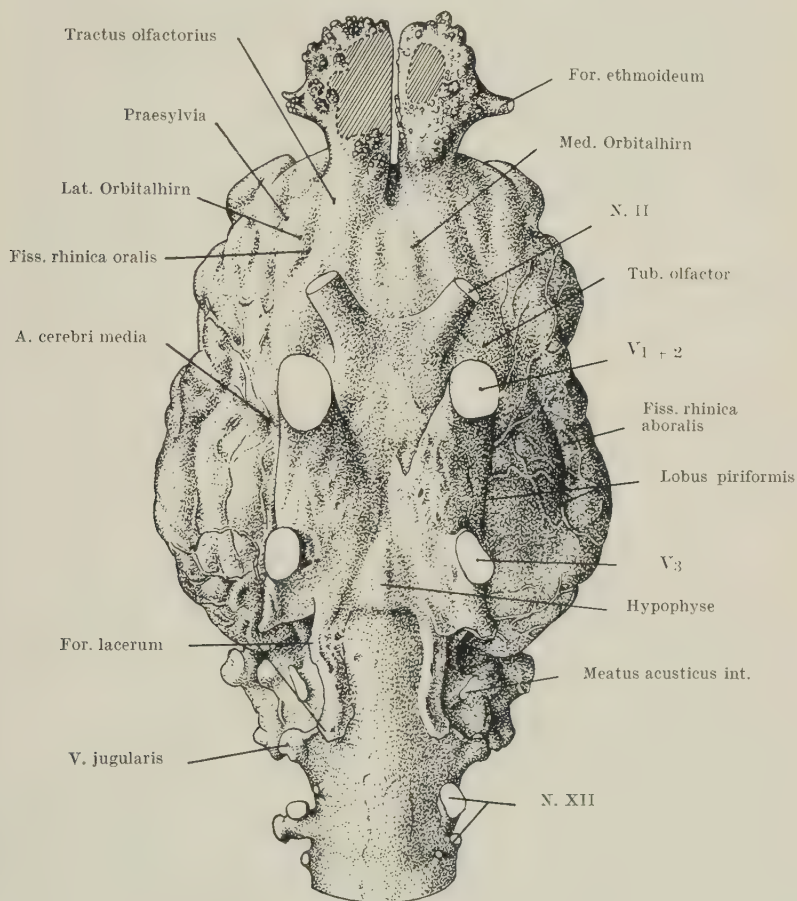


Abb. 10. Endocranialausguß von *Okapia johnstoni*, erwachsenes Männchen, Ansicht von basal, $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

Hinter dem Planum praesphenoideum und von diesem — wie bei der Giraffe — durch den freien Rand des Foramen opticum getrennt, liegt der Sulcus chiasmatis fasciculorum opticorum, ein wenig unterhalb des Planum. Er ist der tiefste Teil der vorderen Schädelgrube.

Die mittlere Schädelgrube ist breiter als die vordere. Hier sind die transversale und vertikale Achse des Endocraniums am größten (Abb. 10–12).

Wir finden ein gut ausgebildetes Sellagebiet (Abb. 9), welches seitlich durch eine niedrige Knochenleiste und nach caudal durch eine Crista transversa begrenzt ist. Diese Crista besitzt an vorliegendem Stück kein eigentliches Dorsum sellae.

Der Niveauunterschied zwischen Prae- und Basisphenoid ist geringer als bei der Giraffe. Das Sellagebiet liegt etwas höher als die benachbarte laterale Umgebung.

Seitlich davon finden wir das Nervengefäßfach, das größtenteils von der Ala temporalis des Sphenoids gebildet wird; diese erstreckt sich aber darüber hinaus noch ein wenig weiter nach lateral. Der

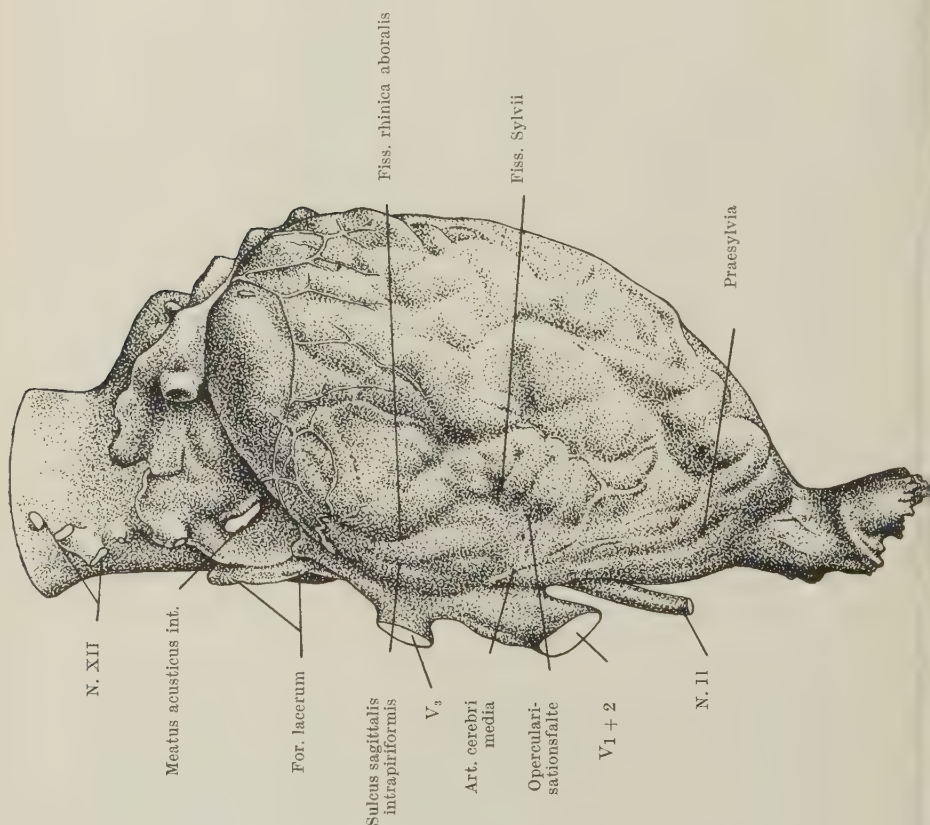


Abb. 11. Gleiches Objekt wie Abb. 10, von rechts her gesehen, $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

hintere innere Teil wird dadurch vervollständigt, daß sich vom Basisphenoid ein seitlicher Fortsatz nach lateral erstreckt, eine „Ala tertia“, die vom Sellagebiet bis zum Foramen ovale zieht. Auf diese Weise wird das Foramen ovale durch die Ala temporalis und die seitliche Verlängerung des Basisphenoids umrahmt. Ein von rostral nach caudal verlaufender Knochenkamm (vorn scharfkantig, hinten mehr abgerundet) grenzt seitlich an das Nerven-gefäßfach. Dieses besitzt, wie bei anderen Ungulaten, ein Foramen orbitorotundum, welches nach rostral gerichtet ist und durch das der erste und zweite Trigeminusast (V_{1+2}) hindurchtreten (Abb. 12 und 13). Es ist niedriger als bei der Giraffe (etwa 12 mm hoch). Im

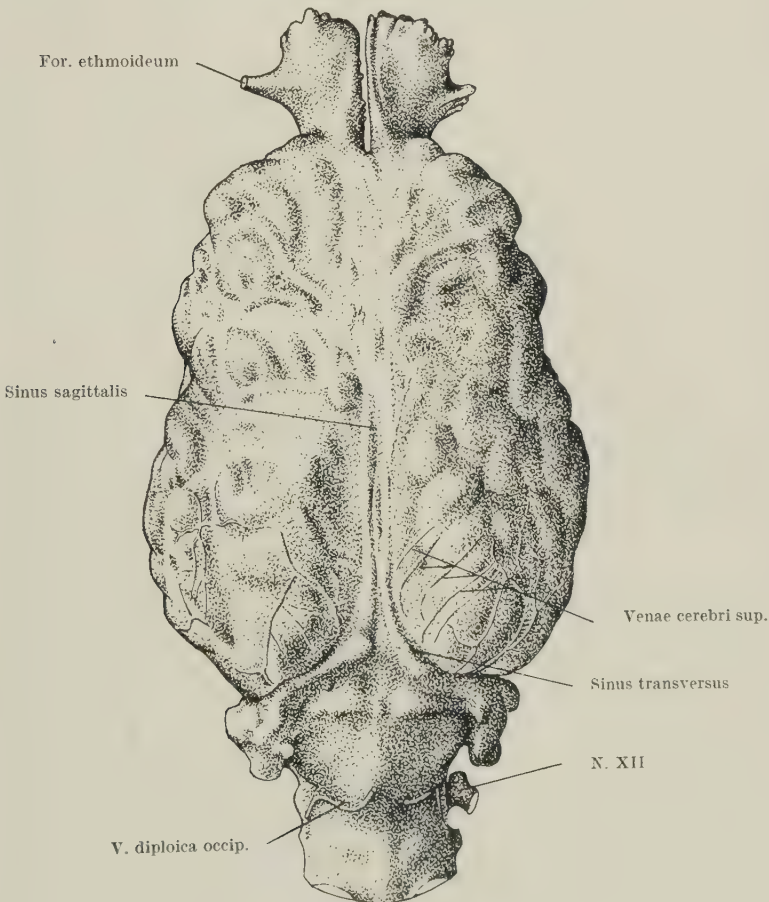


Abb. 12. Gleiches Objekt wie Abb. 10 u. 11, von dorsal her gesehen, $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

Inneren der Rinne, der zu diesem Foramen hinführt, finden wir kleine Knochenunregelmäßigkeiten, die sich im Ausguß im Gebiet des Ramus ophthalmicus abzeichnen.

Im caudalen lateralen Teil des Nervengefäßfaches befindet sich eine Rinne, in der der Ramus mandibularis (V_3 , Abb. 10 und 11) liegt. Sie reicht nach hinten bis zum Felsenbein und führt nach vorn zum Foramen ovale, durch das der bereits erwähnte Ramus mandibularis hindurchtritt. Seine größte Achse verläuft von hinten nach vorn und etwas von seitlich nach medial. Sie mißt etwa 11 mm. In der Rinne des N. mandibularis liegt eine Verbindungsnaht zwischen der Ala tertia des Basisphenoids und der Ala temporalis. Sie verläuft vom Foramen ovale zum Felsenbein, indem sie sehr nahe an der Naht zwischen Ala temporalis und Squama temporalis und parallel zu ihr hinzieht.

Das Nervengefäßfach ist der am tiefsten gelegene Teil der mittleren Schädelgrube und sogar des gesamten Endocraniums. Das gilt besonders für sein vorderes Gebiet nahe dem Foramen orbitotundum, wie sich aus der Lateralansicht des Endocranialausgusses ersehen läßt (Abb. 11). Hier sehen wir auch die dem ersten und zweiten Trigeminusast (V_{1+2}) entsprechende Vorwölbung, die seitlich die Hypophyse verdeckt. Es ist ebenfalls zu erkennen, daß der Lobus piriformis höher liegt.

Außerhalb dieses Faches und durch den schon erwähnten Knochenrand von ihm getrennt, liegt das Temporalhirnfach. Es wird durch das Jugum rhinicum aborale unterteilt. Innen und ventral liegt die Vertiefung für den Lobus piriformis, außen und dorsal sehen wir die Impression des Gebietes des temporalen Neocortex.

Ein relativ kleiner, vorn innen gelegener Teil der Vertiefung für den Lobus piriformis wird vom Alisphenoid gebildet, der Rest von der Schläfenbeinschuppe.¹

Das Jugum sagittale intrapiriforme zeichnet sich so undeutlich ab, daß nur sein vorderer Abschnitt in Form eines kleinen, abgerundeten Knochenvorsprunges im Endocranium zu erkennen ist. Seine caudale Verlängerung läßt sich tasten, aber nicht mehr sehen.

¹ Sowohl die Ala temporalis des Keilbeins als auch die Squama temporalis sind außen am Schädel sehr viel ausgedehnter als im Endocranium. Der Rand der Schuppe ist gegen die äußere Schädelwand außerordentlich abgeschrägt, dergestalt, daß die Verbindungsnaht zwischen beiden Knochen im Endocranium etwa 2 cm unterhalb der Naht am Exocranium verläuft.

Im Ausguß hat sich allerdings das gesamte Jugum als rostro-caudal verlaufende Rinne gut abgezeichnet. Sie stellt den Sulcus sagittalis intrapiriformis dar. Am Ausguß erkennt man auch den Lobus piriformis, der im Endocranium die bereits beschriebene Impression bedingt.

Die Impression des temporalen Neocortex besitzt einen kleinen fast horizontalen Teil, welcher der Vertiefung für den Lobus piriformis unmittelbar benachbart ist. Er liegt nur sehr wenig höher als diese und daher relativ basal. Dieser horizontale Teil wird fast ausschließlich von der Squama temporalis gebildet. Nun krümmt sich jedoch die Schädelswand und steigt fast senkrecht zur Kalotte auf. Diesen vertikalen Teil bildet das Os parietale. Im Übergangsgebiet des horizontalen in den vertikalen Teil liegt die Naht zwischen Squama temporalis und Parietale.

Insgesamt lassen sich (Abb. 9) in der mittleren Schädelsgrube drei von der Seite nach medial absteigende Stufen beschreiben, von denen die höchste das Impressionsgebiet des temporalen Neocortex und die tiefste das Nervengefäßfach ist. Die Ränder dieser im Sagittalschnitt gut sichtbaren Stufen sind das Jugum rhinicum aborale und der Knochenkamm, der die Impression des Lobus piriformis vom Nervengefäßfach trennt.

Die caudale Begrenzung der mittleren Schädelsgrube bildet die Crista petrosa, die — ebenso wie bei der Giraffe — einen stark ausgeprägten Knochenkamm zum Ansatz für das Tentorium besitzt. Diese Crista setzt sich in eine Crista tentorialis ossis parietalis fort, welche sich beim Okapi deutlich abhebt. Die mittlere Schädelsgrube ist demnach von der hinteren durch die Crista petrosa und die Crista tentorialis getrennt.

Die Fissura rhinica ist am Ausguß sowohl in ihrem vorderen als auch im hinteren Abschnitt deutlich zu erkennen (Abb. 12) und verursacht im Endocranium ein ebenfalls sehr deutliches Jugum rhinicum.

Das Jugum rhinicum orale ist fast in seinem gesamten Verlauf zu sehen. Es ist nur in seinem hinteren Teil im Niveau des Zentralmassivs unterbrochen. Bei gradlinigem Verlauf in rostro-caudaler Richtung liegt es ausgesprochen basal und setzt den bereits beschriebenen abgerundeten äußeren Rand des Riechgrubeneinganges fort.

Medial vom Jugum rhinicum orale liegt das Gebiet des Palaeocortex frontalis. Hier befinden sich die schon beschriebene Impression des Tractus olfactorius sowie die Impressio parolfactoria, außerdem liegt dort auch die Impression des medialen Orbitalhirns (Gyrus rectus).

Seitlich vom Jugum rhinicum orale erstreckt sich das gesamte Impressionsgebiet des frontalen Neocortex und der Insel. Hier finden sich zahlreiche Juga und Impressiones, von denen wir einige besonders hervorheben möchten. Vom Jugum rhinicum orale zweigt weiter vorn das Jugum sulci praesylvii ab. Zwischen diesen beiden Juga befindet sich die Impression des lateralen Orbitalhirns. Sie liegt weit basal und, bezogen auf den Riechgrubeneingang, caudal. Sowohl der Sulcus praesylvianus als auch das laterale Orbitalhirn sind im Ausguß vollständig zu sehen (Abb. 10 und 11).

Das Zentralmassiv ist im Endocranium stärker erhaben als bei der Giraffe. Wir finden an ihm Impressionen der Arteria cerebri media und ihrer Äste, die auch am Ausguß gut erkennbar ist (Abb. 10 und 11). Das Jugum rhinicum ist in diesem Niveau durch diese Gefäßeindrücke unterbrochen. Die dorsale Grenze des Zentralmassivs ist, wie auch bei der Giraffe, das Jugum der Operkularisationsfalte (Abb. 9). Von diesem ausgehend verläuft ein anderes, wesentlich kleineres aber deutlicheres Jugum zur Kalotte. Es wird durch die Fissura Sylvii hervorgerufen. Beim Vergleich des Giraffenendocraniums mit demjenigen des Okapis läßt sich zusammenfassend feststellen, daß beim letzteren der neocorticale Abschnitt der vorderen Schädelgrube insgesamt etwas mehr basal liegt.

Das Jugum rhinicum aborale (Abb. 11) ist sehr deutlich und vom Jugum orale durch das Zentralmassiv getrennt. Es unterscheidet sich nur wenig von dem bei der Giraffe beschriebenen und erscheint als caudale Fortsetzung des Jugums der Operkularisationsfalte, das etwas weiter dorsal liegt als der sichtbare Teil des Jugum rhinicum orale. Es trennt in der mittleren Schädelgrube das palaeocorticale vom neocorticalen Temporalgebiet. In der Region, die seitlich vom Jugum rhinicum aborale liegt, ist nur bemerkenswert, daß durch den neocorticalen Temporalpol eine Impression bedingt ist, welche unmittelbar seitlich und oberhalb des erwähnten Jugum rhinicum aborale besonders deutlich zu erkennen ist.

Die Hintere Schädelgrube wird von der mittleren durch die Cristae petrosae und tentoriales des Parietale getrennt. Ihre Wand wird vor den gleichen Knochen wie bei der Giraffe gebildet.

Am Boden findet sich gleichfalls eine sehr seichte Impressio pontis.

Abweichend von den Verhältnissen bei der Giraffe ist das Foramen N. hypoglossi auf der endocranialen Seite durch eine Knochenbrücke geteilt, dagegen mündet es am Schädel außen ungeteilt aus. Vor ihm finden wir wie bei der Giraffe ein kleines Loch, durch welches möglicherweise ein Gefäß hindurchtritt.

Die übrigen Formationen dieser Grube sind mit denen der Giraffe so gut wie identisch. Darum beschränken wir uns darauf, sie in den entsprechenden Abbildungen zu bezeichnen.

Andersartig als bei der Giraffe ist an der oberen inneren Felsenbeinfläche die Bildung des Meatus acusticus internus. Dorsal von ihm befindet sich eine sehr deutliche und tiefe Fossa subarcuata. Das entsprechende Gebiet ragt im Ausguß sehr hervor. Sein größter Durchmesser verläuft parallel zur Crista petrosa (Abb. 9). Noch etwas weiter dorsal von der Fossa subarcuata, aber nicht am Felsenbein, liegt eine weite Rinne, die sich weiter oben aufgabelt. Durch ihren rostralen Ast zieht der Sinus transversus; der caudale Ast hat möglicherweise Beziehungen zum Sinus occipitalis. Diese drei Rinnen werden von der Crista tentorialis des Parietale und von einer Knochenkante des Occipitale begrenzt.

Hinter diesen Rinnen verläuft auf der endocranialen Seite des Occipitale (Abb. 9) eine tiefe, lange Furche, die fast senkrecht von der Basis zur Kalotte aufsteigt und die an einer weiter dorsal gelegenen Öffnung endet. Diese Furche wird durch ein Gefäß verursacht, das am Ausguß dorsal sichtbar ist (Abb. 12). Wir möchten es für eine Vena diploica occipitalis halten.

In der Dorsalansicht des Ausgusses ist der Sinus sagittalis zu erkennen, welcher in den Sinus transversus übergeht. Hier finden sich im dorsocaudalen Hemisphärengebiet zahlreiche Venen, Zweige der V. cerebri superior, deren Furchen am Endocranium zu sehen sind (Abb. 12).

C. Vergleichender Teil — Auswertung der Befunde Zusammenfassung

Bevor wir die Befunde am Endocranium, am Ausguß und am Gehirn bei Giraffe und Okapi vergleichend auswerten, erweist es sich als notwendig, wenigstens in großen Zügen das Gesamtbild des

Craniums beider Formen zu charakterisieren, wenn auch eine ins einzelne gehende funktionelle Analyse an dieser Stelle nicht möglich ist und vor allem eine Einbeziehung der übrigen Artiodactyla voraussetzen würde. Da am Frankfurter Institut bereits Untersuchungen an Artiodactyla in weiterem Umfang im Gange sind, stand mir immerhin bei der Beurteilung meiner Befunde ausreichendes Vergleichsmaterial auch aus anderen Gruppen zur Verfügung. Insbesondere konnte ich Schädel, Endocranialausgüsse (E) und Hirne (H) folgender Arten heranziehen:

Sus scrofa dom. (E), *Ovis aries* (E) *Taurotragus oryx* (E, H), *Bos taurus* dom. (H, E) ♂, ♀, juv., *Cervus elaphus* (E), *Rangifer tarandus* (E), *Equus caballus* dom. (H, E).

Krieg (1944) hat den Schädel der Giraffe unter funktionell biologischen Gesichtspunkten betrachtet. Einzelne Fragen der funktionellen Struktur des Craniums untersuchte Marinelli (1933). Zusammenfassend kann folgendes gesagt werden. Bei der Giraffe ist der Schnauzenteil gegenüber dem Hirnteil außerordentlich schlank und zart. Auch im Vergleich zu den anderen großen Huftieren ist die Schnauze ungewöhnlich schlank. Dieser Unterschied dürfte im Zusammenhang mit der Ernährungsweise stehen (schmal-schnauzige Laubfresser — breitmaulige Grasfresser). Die außerordentliche Differenz in der Massenentfaltung des Hirn- und des Gesichtsschädels und die Zusammenordnung beider Teile in einem harmonischen Ganzen ist nur möglich, wenn die Inkongruenzen zwischen dem im wesentlichen durch Gebiß, Muskulatur und Kopfbewaffnung bestimmten Außenrelief und dem durch das Gehirn bestimmten Bild des Endocraniums durch pneumatische Räume und tragende Knochenkonstruktionen zwischen den mechanisch nicht ausnutzbaren Räumen ausgeglichen werden. So ist der Schädel der Giraffe extrem pneumatisiert. Die von Sinus frontalis und S. sphenoidalis ausgehenden Räume erstrecken sich über das ganze Schädeldach, erreichen das Occipitalgebiet und ergreifen auch Os nasale und lacrimale. Krieg ist geneigt, die starke Pneumatisation in Zusammenhang mit der Länge des Halses zu bringen, da bei tertiären Giraffidae die Pneumatisation erheblich geringer ist und da auch das kurzhalsige Okapi eine sehr viel geringere Pneumatisation besitzen soll. Wir können uns dieser Deutung nicht anschließen, denn wir wissen durch die Untersuchungen von T. Edinger, daß die Pneumatizität nicht nur funktionell bedingt ist.



Abb. 13. Schädel von *Okapia johnstoni*, erwachsenes Männchen. Oben: von links her, unten: Sagittalschnitt. Beachte die Pneumatisation im Gaumen und im Schädeldach, Lage der Kopfbewaffnung weit vorn. Die beiden funktionellen Komponenten des Schädels, Hirnschädel und Kieferschädel liegen hintereinander

Edinger hat aus umfangreichen Untersuchungen vor allem an *Mesaxonia* nachweisen können, daß die Fähigkeit zur Bildung pneumatischer Räume in verschiedenen Evolutionslinien völlig verschieden ausgebildet ist. Reptilien besitzen keine pneumati-

sierten Skeletteile. Bei Säugern ist offensichtlich die Fähigkeit zur Bildung pneumatischer Räume ein phylogenetisch neuer und relativ junger Erwerb, der zwar in starker Abhängigkeit von mechanischen und konstruktiven Erfordernissen steht; diese allein genügen aber nicht, pneumatische Räume zu schaffen. Auch mächtige Hornbildungen (Titanotheria) können aus massiver Knochemasse bestehen. Die meisten Gruppen der Säuger haben bis zum Eozän noch keine pneumatischen Räume. Auch bei Titanotheria kommt Pneumatisation der Hornzapfen erst nach dem Miozän vor. Differente Pneumatisation bei Vertretern selbst der gleichen Familie, aus verschiedenen geologischen Zeitabschnitten sagt also nichts über die kausalen Faktoren aus. Die Befunde an rezenten Giraffiden machen es jedoch wahrscheinlich, daß die Beziehungen zwischen Pneumatisationsgrad des Schädeldaches und Kopfbewaffnung zu Recht von Krieg hervorgehoben werden. Bei Okapia sind die Knochenzapfen sehr viel weiter rostral lokalisiert als bei Giraffa (Abb. 13). Dementsprechend ist die Parietalregion des Okapi nicht mehr pneumatisiert (Abb. 1b). Im Gegensatz zu Giraffa ist bei Okapia der knöcherne Gaumen stark pneumatisiert (Abb. 1a, b). Diese Differenz steht offensichtlich in Beziehung zur unterschiedlichen Konstruktion des Gebisses und des Kauapparates bei beiden Formen. Eine Analyse dieser Zusammenhänge liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit.

Außerordentlich charakteristisch ist die Richtung und Stellung der Orbitae und die Gestaltung ihrer Wandung. Krieg hat dieser Frage besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Die Orbitae sind bei Giraffa stark nach unten und vorne verlagert, ihre Öffnung blickt nach vorne und abwärts. Bei tertiären Formen (Samotherium) liegt die Orbita noch hoch, im Stirnniveau. Krieg bringt die Verlagerung in Beziehung zu der starken Pneumatisation der oberen Partien des Craniums. Auch die starke Einziehung der Wangenregion, die zu einer Verlagerung des Foramen infraorbitale in palatinaler Richtung führt, begünstigt diese Stellungsveränderung der Orbitae. Die röhrenförmige Umrahmung der Orbitae und das teleskopartige Vorspringen des Orbitalrandes über das Niveau der Seitenfläche des Gesichtsschädels wird von Krieg genauer analysiert. Es ist einerseits aus den erwähnten morphologischen und konstruktiven Bedingungen heraus verständlich, spielt aber andererseits offenbar auch eine Rolle als Anpassung an das Savannenleben. Das waldlebende Okapi zeigt keine Teleskopaugigkeit.

Die vollständige Umrahmung der Orbita durch Knochen bei Giraffiden ist ermöglicht durch die Ausbildung einer postorbitalen Spange, die wie Marinelli nachweist, bei Giraffidae und Equus sekundär wiedererworben wurde. Es handelt sich hierbei um ein Konstruktionselement, das nicht nur im Zusammenhang mit der Schutzfunktion für den Orbitalinhalt verstanden werden kann, sondern in erster Linie eine Bedeutung als Druckverstrebung hat. Die Postorbitalspange spreizt die Backenzahnreihe nach vorne außen gegen die Zugwirkung des Temporalis ab und entlastet den hinter der Postorbitalspange gelegenen Teil des Jochbogens und die Kiefergelenksregion. Beachtenswert ist in diesem Zusammenhang die Lage der Backenzahnreihe zur Orbita. Während etwa beim Pferd die Molarenreihe vor dem vorderen Orbitalrand endet, reicht sie bei der Giraffe bis unter die Mitte der Orbita und erstreckt sich beim Okapi (Abb. 13) sogar bis hinter die Orbita. Die auch äußerlich in Erscheinung tretende Gliederung des Craniums in zwei funktionell verschieden beanspruchte Teile, einen rostralen Gesichts-Kiefer-Abschnitt und den aboralen Hirnteil, ist beim Okapi ganz besonders eindrucksvoll, da die Kopfwaffen über der postorbitalen Spange, also an der Grenze beider Abschnitte, verwurzelt sind, während bei Giraffa entsprechend der occipitalen Lage der Knochenzapfen beide Abschnitte gleichsam ineinander geschoben sind. Die verschiedenartige Verteilung der pneumatischen Räume bei beiden Arten (Abb. 1a und b) illustriert ebenfalls die Konstruktionsunterschiede beider Cranien. Die Abbildung des Median-schnittes sei benutzt, um auf zwei weitere Punkte aufmerksam zu machen. Die Umrißform des Hirncavums im Medianriß ist bei Okapi und Giraffe sehr ähnlich. Das Foramen occipitale magnum bildet bei Giraffa mit der pharyngealen Basistangente einen Winkel von 90° , während bei Okapia die Ebene des Foramen magnum leicht nach hinten unten geneigt ist. Der occipitale Abschnitt des Hirncavums zeigt bei Giraffa (Abb. 1a, 2, 8) eine allmähliche trichterförmige Verjüngung, während er bei Okapia (Abb. 1b, 9) kürzer und gedrungener erscheint. Leider stehen für die untersuchten Tiere keine absoluten Körpergewichte zur Verfügung. Immerhin ist aus dem Vergleich der Abbildungen 1a und 1b ersichtlich, daß relativ zur Gesamtgröße die kleinere Form, also Okapia, das größere Gehirn besitzt, unabhängig davon, daß beide Arten verschiedene Spezialisationsrichtungen verkörpern.

Portmann und Wirz (1950) konnten das Gehirn eines Okapi quantitativ analysieren und finden folgende absoluten Gewichte:

	Körpergewicht	Hirngewicht
Okapi	240 kg	501 g
Giraffe	600 kg	712 g

Die Bestimmung des Index für das Neopallium (Methode s. Wirz) ergab, daß das Okapi einen höheren Wert aufweist als die Giraffe, während beim Riechhirnindex die Verhältnisse umgekehrt liegen. Verfasser schließen daraus auf eine höhere Rangstufe des Okapis innerhalb der Giraffoidea und kommen zu der wichtigen Feststellung, daß entgegen einer verbreiteten Annahme das Okapi nicht einfach als primitive Urwaldgiraffe angesprochen werden darf, sondern daß es sich offenbar um eine hochspezialisierte, früh vom gemeinsamen Stamm abgezweigte Sonderform handelt. Die sehr auffallenden Unterschiede zwischen beiden Formen, die wir am Cranium, am Endocranium und am Hirn auffanden, deuten in die gleiche Richtung. Auf die verschiedene Ausgestaltung und Form der Nasenhöhle sei in diesem Zusammenhang hingewiesen. Die Nase von Giraffa ist hochgewölbt, die von Okapia langgestreckt (Abb. 1a, b).

Über die äußere Morphologie des Gehirnes der Giraffidae liegen nur wenige Untersuchungen vor. Im Rahmen einer Bearbeitung des Gehirnes der Artiodactyla hat M. Friant (1939) auch Giraffa berücksichtigt und das ältere deskriptive Schrifttum (Krueg, 1878, Owen, 1841; Sebastian, 1845; Elliot Smith, 1902) zusammengestellt. Le Gros Clark (1939) gab die erste knappe Beschreibung eines Okapi Gehirns, nachdem D. Black (1915) bereits die Endocranialausgüsse von Okapia, Giraffa und Samotherium untersucht hatte. Allerdings sind diese Ausgüsse von Black außerordentlich roh und zeigen wenig Einzelheiten. Aus den Angaben im Schrifttum und unseren eigenen Befunden seien zunächst folgende Maßangaben zusammengestellt (siehe Tabelle Seite 251).

Quantitative Angaben haben nur dann einen Sinn, wenn sie gesichert sind, d. h., wenn wir über die Variationsbreite der gemessenen Merkmale hinreichend unterrichtet sind. So sind Einzelangaben an seltenen Tierarten immer nur mit Reserve verwertbar. Wir haben daher alle uns erreichbaren Daten zusammengetragen, um ein Bild von Größen- und Gewichtsverhältnissen zu gewinnen. Es ist bedauerlich, daß nicht alle zur Untersuchung gelangten

<i>Giraffa camelopardalis</i> Autor Geschlecht Alter	Körpergewicht Gramm	Hirngewicht	Verhältnis Hirn : Körper- gewicht	Volumen Endocran. Ausguß	Größte Länge Frontal — Cerebellum	Größte Länge Neopallium	Größte Hirnbreite (parietal)
M. Weber, ♂, 2 Mon.	150 000	389	1:386	—	—	—	—
M. Weber, ♂, juv. adult	300 000	420	1:715	—	—	—	—
M. Weber, ♂, adult ..	529 000	680	1:778	—	—	—	—
D. Black, Ausguß ...	—	575	—	650	—	120	116
		gesch.					
Portmann-Wirz	600 000	712	1:842	—	—	—	—
Eigene Befunde:							
♀ adult juv.	—	620	—	685	133	108	110
♂ alt G. c. antiquorum	—	—	—	876	160	140	136
<i>Okapia johnstoni</i>							
Le Gros Clark 1939 .	—	485	—	—	131	—	105
Portmann-Wirz	240 000	501	1:479	—	—	—	—
Black, Ausguß	—	—	—	450	—	106	100
Eigener Befund,							
Ausguß, ♂	—	—	—	505	148	110	98

Gehirne von Giraffiden — ihre Anzahl ist erstaunlich gering — quantitativ ausgewertet sind. Von Wert ist die auch am Cranium durchführbare Volumenbestimmung, da das spezifische Gewicht des Gehirnes erfahrungsgemäß nahe bei 1 oder wenig höher liegt, so daß auch der Volumenwert etwas über die Massenentfaltung aussagt. Die verschiedenen Werte der Tabelle stimmen dementsprechend recht gut überein. Wir möchten aber hervorheben, daß das Gehirn bei alten Bullen einen erheblich höheren Wert erreicht, als es bei den offenbar in der Regel zur Untersuchung gelangten Weibchen oder semiadulten Zootieren der Fall ist. Die Angaben der vorstehenden Tabelle zeigen, daß das kleinere (leichtere) Okapi erwartungsgemäß ein relativ schwereres Gehirn besitzt, als die Giraffe. Das Hirn: Körpergewichtsverhältnis liegt aber für Okapia sehr hoch, so daß dieser Unterschied wahrscheinlich nicht nur durch die verschiedene Körpergröße erklärt werden kann. Die durch Bestimmung der Hirnindices für verschiedene Hirnabschnitte nachgewiesene höhere Cerebralisation von Okapia (Portmann und Wirz) spricht ebenfalls für diese Deutung.

Morphologisch ist im Vergleich mit den übrigen Paraxonierstämmen das Gehirn der Giraffidae gut charakterisiert. Zunächst wäre hier die erhebliche absolute Größe des Gehirnes und die starke Komplikation des Windungsreliefs zu nennen. Die Fissura Sylvii ist im Vergleich zu anderen Ungulaten sehr kurz. Charakteristisch ist, soweit die wenigen untersuchten Individuen ein Urteil zulassen, ein sehr deutlicher, hinten gelegener Ramus descendens des Sulcus suprasylvius und vielleicht die Gestaltung des Sulcus suprasylvius, der Coronalis und Ansata. In all diesen Merkmalen stimmen Giraffe und Okapi überein.

An den von uns untersuchten Endocranialausgüssen ist als auffallendes Unterscheidungsmerkmal zwischen Okapi und Giraffe vor allem die Gesamtform des Endocraniums und die Lage der Bulbi olfactorii zum Neopallium hervorzuheben. Wir möchten betonen, daß Aussagen über die Gesamtform des Gehirnes bei höheren Säugetieren wenig zuverlässig sein können, wenn sie nur auf der Untersuchung von frisch aus dem Cranium entnommenen und in Fixierungsflüssigkeit eingelegten Gehirnen beruhen. Das weiche Organ flacht sich erheblich ab, wird dadurch gewöhnlich sehr viel niedriger und breiter, als es in situ ist, und bietet in seinen Umrissen ein Bild, das stark artefiziell verändert ist. Zur Beurteilung der Gesamtform, wie sie für eine Analyse der Wechselbeziehungen zwischen Hirn und Endocranium nötig ist, ist daher stets auch das Studium des Endocranialausgusses von entscheidender Bedeutung (Starck, 1953). Vergleichen wir die Endocranialausgüsse von Giraffe und Okapi (Abb. 4—6 und 10—12), so ist die langgestreckte schmale Form des Okapigehirnes gegenüber der breiten, ovoiden des Giraffenhirnes klar zu erkennen. Die Abbildungen von Gehirnen beider Arten im Schrifttum lassen diese Formunterschiede nicht deutlich hervortreten. Bei der Giraffe ist der Querdurchmesser im Bereich des Frontalhirnes deutlich größer als bei allen anderen von uns untersuchten Artiodactyla. Da auch der vertikale Durchmesser im Bereich der vorderen Schädelgrube bei der Giraffe hoch ist, hat diese Region offenbar unter allen Ungulaten das relativ größte Volumen. Auch die starke Gyrierung des Frontalhirnes ist für die Giraffidae charakteristisch. Das Fehlen einer orbitalen Impression am Giraffenhirn im Vergleich mit den Bovidae unterstreicht die Abrundung und die massige Entfaltung der rostralen Partien des Neopalliums. Im Gegensatz dazu ist das Okapigehirn schmal und langgestreckt. Bei beiden Arten liegt zwar die größte Breite im

parieto-temporalen Bereich, doch ist der Breitenunterschied im Gebiet der vorderen und hinteren Partie beim Okapi sehr viel ausgesprochenener als bei Giraffa. Da auch der vertikale Durchmesser im Frontalgebiet bei Okapia stärker abfällt, erscheint der rostrale Pol des Neopalliums zugespitzt, bei Giraffa abgerundet (Abb. 6 und 11).

Sehr auffallend ist die Form und Lage der Riechlappen. Bei Giraffa sind diese kurz, breit und überragen den Frontalpol des Neopalliums kaum, während sie bei Okapia langgestielt sind und ausgesprochen präcerebrale Lage haben. Dieser Unterschied war bereits von Black als sehr eindrucksvoll hervorgehoben worden. Le Gros Clark weist aber darauf hin, daß nach Owens Abbildung auch das Giraffehirn gestielte Riechlappen besitzt und andererseits an einem Schädel relativ tiefe Bulbuskammern beobachtet wurden. Wir können diesen Einwand von Le Gros Clark gegen die Befunde von Black nicht bestätigen, zumal der erstgenannte Autor weder ein Hirn von Giraffa noch Endocranialausgüsse untersucht hat. Dem von ihm studierten Okapihirn fehlten zudem die Bulbi olfactorii. Wir sind der Ansicht, daß der Befund am Endocranialausguß für derartige topographische Relationen beweisender ist, als ein entnommenes Gehirn. Außerdem wird unser Befund von der völlig subcerebralen Lage der Riechlappen durch den Befund an der jungen Giraffa (Abb. 8), die frisch in situ durch Formolinjektion gehärtet war, bestätigt. Wir möchten allerdings offenlassen, ob nicht bei sehr alten Tieren die Riechlappen etwas stärker über den Frontalpol vorragen. Dafür scheint uns die Inspektion des Schädels des alten Giraffenbullen (Abb. 1a und 1b) zu sprechen. Immerhin sei gerade in diesem Punkt vor voreiligen Rückschlüssen aus dem Schädelbild auf die Lage des Rostrales des Stirnhirnes gewarnt. Starck (1953) konnte zeigen, daß bei schmalköpfigen Haushunden (Barsois) das Frontalhirn sich rostral stark verschmälert und Lagebeziehungen hat, die bei normalwüchsigen Hunden charakteristisch für die Riechlappen sind. Weidenreich war durch diese Formeigentümlichkeiten irreführt worden und hatte die Lage des Frontalhirnes beim Haushund in einem inzwischen leider vielfach reproduzierten Bild, viel zu weit hinten angenommen. Schließlich darf nicht übersehen werden, daß neben Altersunterschieden möglicherweise bei der Giraffe auch artliche oder subspezifische Unterschiede vorkommen. Bei fast allen untersuchten Tieren steht nicht fest, zu welcher Subspezies sie gehören. Das vorliegende Material reicht nicht aus, um die an-

geschnittene Frage definitiv zu beantworten. Es darf aber als gesichert angenommen werden, daß langgestielte Riechlappen wie beim Okapi bei Giraffa nie zu finden sind. Die mit dem Eintritt der Fila olfactoria besetzte Basalfläche der Riechlappen ist bei Okapi und Giraffe (Abb. 6, 11) schräg nach vorn unten gerichtet. Sie ist rostral breiter als aboral. Bei der Giraffe divergieren aber die Längsachsen dieser Flächen um etwa 70° nach vorn und außen, während sie beim Okapi völlig parallel angeordnet sind (Abb. 4 und 10). Schließlich sei noch hervorgehoben, daß sich beim Okapi ein sehr ausgeprägtes Foramen ethmoideum am Ausguß deutlich darstellt, während dies bei Giraffa nicht klar ersichtlich hervortritt.

Zur exakteren Analyse der Endocranialform erweist es sich als nützlich, Risse typisch gelegter Querschnitte miteinander zu vergleichen. Abbildung 14 zeigt nebeneinander den Umriß eines Querschnittes im Bereich der mittleren und der vorderen Schädelgrube von *Cervus elaphus*, *Okapia* und *Giraffa*. Während der Umriß des Querschnittes durch die mittlere Schädelgrube bei Hirsch und Okapi ähnlich gestaltet ist, fällt Giraffa durch eine stärkere Breitenentfaltung auf. Im Gegensatz dazu finden wir im Verhalten der vorderen Schädelgrube sehr ähnliche Zustände bei *Okapia* und *Giraffa*, während *Cervus* — ebenso auch *Sus*, *Ovis*, *Capra*, *Bos* und verschiedene Antilopen — durch eine konkave Eindellung der lateralen Randkontur des Risses abweichen. *Equus* (Simon, 1955)

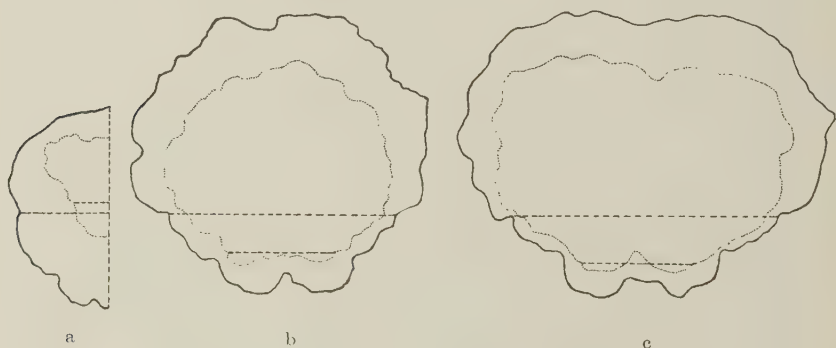


Abb. 14. Perigraphische Umrisse des Endocranialausgusses von
a) *Cervus elaphus* b) *Okapia johnstoni* c) *Giraffa camelopardalis* ♀
Ausgezogene Kontur: Mittlere Schädelgrube in der Mitte der Hypophysengrube. Innere punktierte Kontur: Vordere Schädelgrube, bei a und c dicht hinter der dem Hinterrand der Bulbuskammer, bei b in der Mitte der vorderen Schädelgrube. Alle Schnitte senkrecht zur Ebene des Planum praesphenoidaleum gelegt. Die horizontalen Linien entsprechen der Verbindung der Fissurae rhinicae orales bzw. aborales beider Körperseiten. (Vergleichbare Abbildungen von *Sus*, *Ovis*, *Bos*, *Equus* bei Simon, 1955.)

entspricht eher dem Verhalten der Giraffiden. Es handelt sich um den Abdruck einer Vorwölbung der Orbitalwand gegen das Cavum cranii, eine Impressio orbitalis. Die außerordentliche Differenz in der Formausprägung von Exo- und Endocranium, die starke Pneumatisation zwischen Innen- und Außenwand des Schädels und die starke Entfaltung des Frontalhirnes bei Giraffidae bedingen diese Differenzen gegenüber den anderen Paraxonia. Die Giraffiden und Equiden haben in mancher Hinsicht konvergente Evolutionsrichtungen eingeschlagen. So reicht bei beiden Gruppen frontaler Neocortex als „laterales Orbitalhirn“ bis an die Schädelbasis herab und verursacht entsprechende Impressionen. Bei Giraffa verursacht die starke Entfaltung der oberhalb der Opercularisationsfalte gelegenen Teile des Neopalliums die besondere Breitenentfaltung dieses Gebietes. Zwischen Tractus olfactorius und Interhemisphärenspalt kann basal das „mediale Orbitalhirn“ (Gyrus rectus) sichtbar werden. Unter den Ungulaten finden sich entsprechende Impressionen ebenfalls deutlich nur bei Giraffiden und Equiden, gelegentlich beim Rind. Die Ausprägung dieser Impressionen hängt nicht nur von der Massenentfaltung des Frontalhirnes, sondern auch von der Breite des Tractus olfactorius ab. Jedenfalls ist das mediale Orbitalhirn bei Giraffidae besser ausgebildet als bei allen anderen bisher studierten Huftieren. Am aboralen Ende des Impressio des Tractus olfactorius prägt sich bei Okapia (ebenso Sus) eine Impressio parolfactoria entsprechend dem Tuberculum olfactorium ab. Bei Giraffa fehlt ein entsprechender Abdruck.

Unter den Strukturen der vorderen Schädelgrube ist noch kurz auf die Crista galli hinzuweisen. Ihr Hinderrand erstreckt sich, wie bei Bovidea, bis auf das Planum praesphenoidale, doch hängt die Ausdehnung dieses Gebildes offensichtlich stark vom Alter des Tieres ab. So ragt die Crista bei dem alten Giraffenbullen bis in das Gebiet der Falx hinein (Falxknochen).

Bei Giraffe, Okapi und Rind reicht die Crista galli bis unmittelbar vor den Sulcus chiasmatis. Beim Okapi ist sie eine starke sagittale Scheidewand zwischen den Riechlappen und Tractus, die von zwei Knochenlamellen gebildet wird, welche einen pneumatischen Raum einschließen. Dieser steht im Zusammenhang mit dem Sinus sphenoidalis.

Zwischen den Giraffidae einerseits, den übrigen untersuchten Artiodactyla andererseits, bestehen erhebliche Unterschiede in der

Gestaltung des Bodens der vorderen Schädelgrube. Diese betreffen vor allem die Lagebeziehungen des Planum praesphenoideum und des Sulcus chiasmatis (Abb. 3). Bei Giraffidae liegt der Sulcus chiasmatis in der gleichen Ebene wie das Planum. Bei Sus, Ovis, Cervus Bos, Taurotragus liegt der Sulcus tiefer als das Planum. Dieses ist in der Sagittalrichtung, besonders bei Bos und Taurotragus, gestreckt und überragt von vorn her dachartig den Sulcus chiasmatis (Crista orbitosphenoidea). Die Basis hat in diesem Bereich also eine deutliche Stufe. Wegen des fehlenden Niveauunterschiedes ist die Abgrenzung der vorderen Schädelgrube nach hinten bei Giraffa unscharf. Sie entspricht dem Rand des Orbitosphenoids (Abb. 3).

In der mittleren Schädelgrube ergibt sich von medial nach lateral eine klare topographische Gliederung in a) Sellagebiet, b) Nervengefäßfach, c) Impression des Lobus piriformis, d) Impression des temporalen Neopalliums. Die laterale Begrenzung der Fossa hypophyseos (Abb. 3) durch eine Knochenleiste ist bei der Giraffe deutlich (ähnlich Sus und Equus, die Abgrenzung ist bei Bos weniger scharf). Seitlich wird das Nervengefäßfach durch eine sehr scharfe Kante, die rostrale Fortsetzung der Crista squamosa abgegrenzt. Es liegt unter dem Niveau der Mulden für Lobus piriformis und temporalen Neocortex (von Simon als „Temporalhirnfach“ zusammengefaßt).

Auf die einander widersprechenden Angaben über die Hypophysengrube im Schrifttum war zuvor hingewiesen worden. Wir können hier nur wiederholen, daß bei den von uns untersuchten Giraffen ein recht ausgeprägtes Dorsum sellae vorhanden war. Das Dorsum sellae ist morphologisch keine einheitliche Bildung (cf. Hochstetter, 1942).

Neben einem von der knorpeligen Basalplatte ausgehenden und mit diesem homokontinuierlich zusammenhängenden Dorsum sellae (Crista transversa) kommt ein als freier selbständiger Knorpel entstehendes Gebilde (Cartilago dorsi sellae) vor, das relativ lange synchondrotisch mit der Crista transversa verbunden sein kann und dementsprechend bei der Mazeration leicht verlorenggeht. Eine freie Cartilago dorsi sellae ist unter anderem bei Rousettus (Starck, 1943) und Homo (Levi, Fawcett) nachgewiesen worden. Ebenso kann im Dorsum sellae eine selbständige Ossifikation auftreten. Hierbei ist es im Einzelfall meist nicht bekannt, ob auch ein selv-

ständiges Chondrifikationscentrum vorausgegangen sein muß. Ein selbständiges Ossifikationscentrum finden wir bei der Giraffe und bei *Taurotragus*. Die späte synostotische Vereinigung dieses selbständigen Dorsums mit der Basis bedingt häufig den Verlust des Knöchelchens an alten Sammlungsschädeln. Schließlich sei daran erinnert (Hochstetter, 1943), daß sekundäre Dorsumbildungen auch durch Ausdehnung der Ossifikationen der *Laminae tentoriales* des *Petrosum* zustande kommen können. Auf analoge Weise kommt es durch Vereinigung derartiger Knochenlamellen mit den *Processus alae orbitales* zu seitlichen Geländerbildungen um die Hypophysengrube. Es handelt sich um Ossifikationen im Bereich der primären Schädelseitenwand. Knorplig präformierte und sekundäre Dorsumbildungen können sich kombinieren (viele Primaten). Auch können primäres und sekundäres Dorsum bei ein und dem gleichen Individuum hintereinander persistieren (*Madoqua*).

Daß diese Verhältnisse sehr variabel und altersabhängig sind, zeigen unsere Befunde an der Giraffe. Während bei dem jung-erwachsenen Weibchen ein Dorsum zwar vorhanden ist, aber keine seitlichen Knochenbrücken um die *Fossa hypophyseos* existieren, finden wir bei dem alten Bullen eine starke Ausbildung der *Processus sellae medii* und eine knöcherne Verbindung zum *Tuberculum sellae*. Dadurch kommt es zur Bildung einer knöchernen Umrahmung der Durchtrittsstelle der *Art. carotis interna*. Bei einem halberwachsenen *Taurotragus derbianus* fehlt ein Dorsum *sellae* und eine seitliche Knochenumrandung der Hypophysengrube. Bei einem alten Männchen der gleichen Art bestehen knöcherne Brücken zwischen *Proc. dorsi sellae* und *Proc. alae orbitalis*, so daß die Hypophyse von einem knöchernen Ring umfaßt wird.

Das Nervengefäßfach kann einen beträchtlichen Volumenanteil des Endocraniums einnehmen. Doch bestehen bei den verschiedenen Säugern erhebliche Differenzen, die zugleich ein Ausdruck der verschiedenen Entfaltung des Großhirns sind. Außergewöhnliche Dicke des *Nerv. trigeminus* (*Proboscidea*) bedingt entsprechende Entfaltung des Nervengefäßfaches. Bei den untersuchten *Artiodactyla* nimmt die relative Größe des Nervengefäßfaches im Vergleich mit dem gesamten Endocranium in folgender Reihe ab: *Sus* — *Ovis*, *Capra* — *Bos*, *Taurotragus* — *Giraffidae* — *Equus*.

In der Formausprägung des Nervengefäßfaches bestehen Korrelationen zur Hirnform und zur gesamten Schädelgestaltung. So ist

das Fach bei Giraffe und Okapi länger und schmaler als bei Bos. Bei Capra, Ovis, Bos und Taurotragus liegt das Nervengefäßfach etwas höher als die Fossa hypophyseos, so daß diese den tiefsten Teil der mittleren Schädelregion bildet. Bei Giraffe und Okapi ist das Nervengefäßfach etwas tiefer als die Hypophysengrube. Beim Pferd ist es relativ flach. Cervus verhält sich ähnlich wie Okapia. Die Wand des Nervengefäßfaches wird in der Regel vollständig vom Alisphenoid gebildet (Abb. 3). Bei Giraffidae, Ovis, Capra und Bos erstreckt sich der laterale Teil des Alisphenoids über die scharfe Kante des Nervengefäßfaches und bildet einen schmalen Streifen des Bodens der Impression für den Lobus piriformis (Abb. 3). Bei Cervus reicht jedoch das Alisphenoid wesentlich weiter nach lateral und bildet einen sehr großen Teil des Bodens der Mulde für den Lobus piriformis. Beim Okapi beteiligt sich im aboralen Bereich ein Fortsatz („Ala tertia“) des Basisphenoids an der Bildung des Bodens des Nervengefäßfaches. Am rostralen Ende geht das Nervengefäßfach bei Giraffe und Okapi in das Foramen orbitorotundum, das aus der Verschmelzung von Foramen rotundum und F. sphenorbitale entsteht, über. Bei den übrigen Paraxonia sind ähnliche Verhältnisse zu beobachten, während bei Equiden die Austrittsstellen für Nervus V_1 und V_2 getrennt bleiben. Dementsprechend ist auch innerhalb des Gefäßnervenfaches beim Pferd die Abgrenzung einer medialen und einer lateralen Nervenrinne im Gegensatz zu den Paarhufern, sehr deutlich ausgeprägt. Im aboralen Teil des Gefäßnervenfaches wird das Alisphenoid vom Foramen ovale durchbohrt, das bei Giraffiden selbständig und vom Foramen lacerum (sphenoticum) getrennt ist (Abb. 3).

Das Temporalhirnfach (Simon) läßt bei allen Ungulaten zwei Mulden erkennen, eine mediale für den Lobus piriformis und eine laterale für den neopallialen Teil des Temporalallappens. Beide sind durch das Jugum rhinicum aborale voneinander gesondert. Da das Jugum rhinicum im wesentlichen der palaeo-neocorticalen Grenze entspricht, stellt es eine wichtige Grenzmarke dar. Bei Giraffidae und Equidae liegt diese Grenze wesentlich weiter basal als bei Sus, Capra, Ovis, Bos, Cervus. Giraffe und Okapi, besitzen also einen basal gelegenen Teil des temporalen Neocortex, der noch ausgeprägter als beim Pferd ist (Abb. 14, vgl. hiermit die Abb. 13 und 14, pg. 225 und 226 bei Simon II, 1955). Die Mulde für den Lobus piriformis ist bei den Paraxonia durch das Jugum sagittale intrapiriforme unterteilt. Dieses entspricht dem Sulcus sagittalis lateralis des Schrift-

tums (cf. v. Haller, 1934) der Gyrus lunaris, G. ambiens und den Hippocampuswulst des Lobus piriformis (v. Haller) medial vom Gyrus sagittalis lateralis (Retzius) trennt (Abb. 7).

Wie bei anderen Artiodactyla ist das Endocranium bei Giraffe und Okapi in den medialen basalen Bezirken, die korrespondierend zu palaeocorticalen Hirnteilen liegen, glatt (Abb. 3). Das trifft also für die ganze mediale Partie des Temporalhirnfaches zu. Erst seitlich davon findet sich ein ausgesprochenes Relief, bedingt durch Impressiones gyrorum. Dieses nimmt, wie bereits Simon für andere Artiodactyla betont, „nach der Höhe der Kalotte an Intensität zu —, umgekehrt wie beim Menschen“.

Das Jugum rhinicum ist bei der Giraffe nur im rostralen Teil ausgeprägt, wenn auch die Fissura rhinica oralis ohne Unterbrechung in die F. rh. aboralis übergeht (Abb. 7). Beim Okapi ist das Jugum rhinicum kräftiger ausgebildet und wird nur im Bereich des Zentralmassivs unterbrochen. Es liegt bei beiden Giraffiden, entsprechend dem Vorrücken der palaeo-neocorticalen Grenze zur Basis, weiter basal und medial als bei anderen Artiodactyla. In Übereinstimmung mit der besprochenen Sonderform der Fissura Sylvii und dem eigenen Operkularisationstyp zeigt auch das Zentralmassiv (Spatz, Simon) Besonderheiten. Es ist langgestreckt in sagittaler Richtung, aber in dorsoventraler Richtung nur kurz. Impressiones gyrorum insulae sind bei der Giraffe deutlicher als beim Okapi ausgeprägt. Aber auch bei der Giraffe finden sich Asymmetrien (rechts tiefere Impressionen als links bei Tier 2, ♀.) und Altersunterschiede. Beim alten Männchen (Tier 1) sind die Impressiones gyrorum insulae sehr viel deutlicher als bei jungen Tieren. Ein Abdruck der Arteria cerebri media fehlt am Endocranialausguß (Abb. 4, 6) unseres Tieres 2, ist aber im Bereich des Zentralmassivs beim Okapi (Abb. 10 und 11) ebenso wie bei Ovis, Capra, Cervus und Equus vorhanden.

Die Abgrenzung der mittleren gegen die hintere Schädelgrube wird von der Crista petrosa gebildet (Abb. 2, 9). Bei Okapia setzt sich diese nach oben direkt in die Crista tentorialis des Os parietale fort. Sehr ausgeprägt ist beim Okapi, deutlich aber auch bei Giraffa, eine Rinne für den Sinus transversus. Bei beiden Arten wird, wie auch bei Boviden, ein geschlossener Kanal dadurch gebildet, daß sich das Squamosum über der Vene ans Petrosus anlegt. Damit wird auch die innere Öffnung des Foramen jugulare spurium für den Einblick vom Endocranium her verdeckt.

Aus der hinteren Schädelgrube sind folgende Besonderheiten zu erwähnen. Dicht hinter dem Dorsum sellae ist bei Giraffa eine Impressio pontis nachweisbar. Sie ist, wenn auch weniger deutlich, bei Okapia und Cervus ebenfalls vorhanden, fehlt aber bei Bos und Taurotragus. Auch am Sagittalschnitt durch den Kopf des Jungtieres von Giraffa liegt die Brücke unmittelbar auf der Schädelbasis, ohne daß ein basilarer Plexus venosus nachweisbar wäre. Black hatte in seinen Ausgüssen, die allerdings auch in anderen Merkmalen sehr viel weniger Einzelheiten erkennen lassen als unsere Objekte, weder eine Impressio pontis noch einen Abdruck des Corpus trapezoides finden können. Seine Vermutung, daß ein mächtiger Basilarplexus das Hirnrelief in dieser Region verdeckt, bestätigt sich also nicht. Mehrere asymmetrisch angeordnete Gefäßdurchtrittsstellen in der Schädelbasis hinter der Impressio pontis fanden sich an mehreren Giraffenschädeln, nicht aber bei anderen Ungulaten (Abb. 3). Beachtenswert ist die Tatsache, daß dicht vor und um das Foramen occipitale magnum das Zentralnervensystem (Medulla oblongata) erheblich schmaler ist als der zur Verfügung stehende Raum und daß somit der Schädel in diesem Bereich nicht vom Zentralnervensystem ausgefüllt ist (Abb. 8). Durch die starke Abbiegung der Basisfläche unmittelbar vor dem Foramen magnum wird dieser Zwischenraum, der mächtige Venenplexus enthält (Abb. 8), noch verdeutlicht. Möglicherweise hängt diese Besonderheit mit der Stellung des Kopfes gegenüber dem Hals und mit Besonderheiten der Beweglichkeit des Kopfes zusammen. Die Giraffe kann ihren Kopf extrem überstrecken, während die Beweglichkeit in der Halswirbelsäule offenbar geringer ist als bei kurzhalsigen Huftieren.

Eine tiefe Fossa subarcuata posterior an der oberen inneren Fläche des Petrosus ist bei Giraffiden und Taurotragus vorhanden. Sie ist bei Okapia besonders tief.

Das vorliegende Material ist noch nicht ausreichend, um das Problem der Basisknickung bei Huftieren zu klären. Da aus dem Frankfurter Institut in absehbarer Zeit weitere Mitteilungen zu dieser Frage zu erwarten sind, wollen wir uns mit der Feststellung begnügen, daß Giraffa klinorhynch, Okapia aber orthocran ist. Bei Capra, Ovis, Bos finden wir ebenfalls den klinorhynchen Typ, während Equus eine gestreckte Basis besitzt. Bei Sus liegen, je nach Wuchsform und Zuchtichtung, wechselnde Verhältnisse vor.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1. Schädel, Endocranium und Endocranialausguß vom Okapi und der Giraffe — von dieser auch das Gehirn — wurden beschrieben und untereinander sowie mit anderen Artiodactyla und dem Pferd verglichen.

2. Der Schädel von Okapi und Giraffe zeigt deutlich die gemeinsamen Merkmale der Familie, doch bestehen zwischen beiden Gattungen erhebliche Unterschiede, die auf konstruktive Besonderheiten zurückzuführen sind. Die beiden funktionellen Komponenten, Hirnschädel und Gesichts-/Kieferschädel liegen bei Okapia hintereinander, sind aber bei Giraffa gewissermaßen ineinandergeschoben. Mit diesen Gegebenheiten steht die Lokalisation der Kopfwaffen (Okapi vorn, Giraffe hinten) und der verschiedenartige Pneumatisationstyp im Zusammenhang.

3. Der Schädel der Giraffe und des Okapi ist gestreckt, doch besteht bei Giraffa eine erhebliche Deklination des Kieferskelettes (Klinorhynchie), während Okapia den orthocranen Typ zeigt.

4. Die Beschreibung der äußeren Morphologie des Gehirnes der Giraffe bringt eine Ergänzung der wenigen im Schrifttum vorliegenden Befunde, vor allem über das Furchungsbild am Neopallium, und erlaubt eine weitere Klärung der Frage, was gattungstypisch, was als individuelles Merkmal zu deuten ist.

5. Die äußere Form des Gehirnes ist, wie besonders klar am Endocranialausguß erkennbar, bei Giraffe und Okapi verschieden. Das Okapihirn ist langgestreckt, relativ schmal, das Giraffehirn ist abgerundet. Beiden fehlt die bei anderen Artiodactyla meist vorhandene Impressio orbitalis. In diesem Merkmal zeigen Giraffidae und Equidae konvergente Evolutionstendenzen. Bei Giraffa liegen die Riechlappen nahezu vollständig subcerebral, bei Okapia aber praecerebral. Sie sind beim Okapi gestielt. Damit wird eine Feststellung von Black bestätigt gegen anderslautende Angaben im Schrifttum.

6. Die Giraffiden sind hoch cerebralisiert, und daher erreicht besonders im Temporalbereich das Neopallium die Basis. Auch in diesem Merkmal ergeben sich analoge Befunde zu den Equiden. Das laterale Orbitalhirn am Boden der vorderen Schädelgrube ist ein Ausdruck des gleichen Phänomens.

7. Quantitative Daten über Hirngewichte und Maße werden aus dem Schrifttum zusammengestellt und durch eigene Angaben er-

gänzt. Diese Befunde zeigen, daß das Okapi offensichtlich besonders hoch cerebralisiert ist und nicht nur als primitive Waldform der Giraffe betrachtet werden darf. Die Verwandtschaft beider Giraffiden ist vielleicht weniger eng, als meist angenommen wird. Die Unterschiede zwischen Okapi und Giraffe sind nicht nur aus der verschiedenen Körpergröße erklärbar.

8. Genauer beschrieben wird die Gegend um die Hypophysengrube. Giraffa besitzt, entgegen Angaben im Schrifttum, stets ein deutliches Dorsum sellae. Auf die verschiedenen morphologischen Wertigkeiten der Dorsumbildungen und auf die Altersabhängigkeit dieses und anderer osteologischer Merkmale wird hingewiesen.

9. Das endocraniale Relief der Schädelbasis wird beschrieben und analysiert, die Befunde werden mit denen am Hirnrelief verglichen.

10. Der Medianschnitt durch den Kopf eines mit Weichteilen fixierten 10 Tage alten Jungtieres von Giraffa wird beschrieben, und an Hand des Präparates werden einige topographische Beziehungen untersucht. Giraffa besitzt wie die meisten Artiodactyla nur eine sehr schwach ausgebildete Falx cerebri in Form einer Sichelleiste.

Schrifttum

- Black, D.: A study of the endocranial casts of Ocapia, Giraffa and Samotherium, with special reference to the convolutional pattern in the family of Giraffidae. Jour. of compar. Neur. Vol. **23**, No. 4 (1915) 329–360.
- Notes on the endocranial casts of Ocapia, Giraffa and Samotherium. Anat. Rec. abstr. **9** (1915).
- Bruhin: H.: Okapi Bibliographie Acta Tropica **7** (1950).
- Cornevin: Bull. Soc. Anthropol., Lyon **7** (1888) 133.
- Edinger, T.: Evolution of the horse brain. The Geol. Soc. America Memoir **25** (1948) 1–177.
- Frontal sinus evolution (particularly in the Equidae). — Bull. Mus. comp. zool. **103** (1950) 411–496.
- Elliot-Smith, G.: Descriptive and illustrated catalogue of the physiological series of comparative anatomy contained in the museum of the Royal College of Surgeons of England. Vol. 2, 2d ed. (1902).
- Friant, M.: Morphologie, développement et évolution du cerveau des Ongulés artiodactyles sélénodontes. (Exposé des recherches originales du Laboratoire d'Anatomie comparée.) — Mémoires du Muséum Nat. d'Hist. Natur. N. s. **10**, Fasc. 3 (1939) 117–188.
- v. Gelderen, Ch.: Gefäßsystem in Bolck, Göppert, Kallius, Lubosch. Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbelt. **6** (1933) 685.
- Grassé, P.: Traité de Zoologie. **17**, 1. fasc. (1955) 666.
- Le Gros Clark, W. E.: The brain of the Okapi. — Proc. zool. soc. London **109** (1939) 153–159.

- Haller v. Hallerstein, V.: Zerebrospinales Nervensystem. I. Äußere Gliederung des Zentralnervensystems. Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, Hdb. d. vergl. Anatomie der Wirbeltiere II, 1. 1—318, Berlin-Wien 1934.
- Hanström, B.: The hypophysis in some South African Insectivora, Carnivora, Hyracoidea, Proboscidea, Artiodactyla, and Primates. Arkiv för Zoologi 4, 11 (1952) 187.
- Hochstetter, F.: Über die harte Hirnhaut und ihre Fortsätze bei den Säugetieren. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-Nat. wissenschaft. Klasse. Denkschriften, 106, 2. Abhandlung (1942) 1—114.
- Hofer, H.: Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. Verh. Anat. Ges. Marburg, Anat. Anz. 99 Erg.-H., (1952) 102—113.
- Die Palaeoneurologie als Weg zur Erforschung der Evolution des Gehirns. Naturw. 40 (1953) 566—569.
- Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier (Lemuroidea) nebst Bemerkungen über einige airorhynche Säuger-schädel und die Stirnhöhlenfrage. — Z. wiss. Zool. 157 (1953) 220—284.
- Die cranio-cerebrale Topographie bei den Affen und ihre Bedeutung für die menschliche Schädelform. Homo 5 (1954) 52—72.
- Holl, M.: Über die Insel des Ungulatengehirns. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1900 (1900) 295—334.
- Kälin, J.: Zum Problem der menschlichen Stammesgeschichte. Experientia 2 (1946) 272—287.
- Kladetzky, J.: Über Morphologie und Lage der Löwen- und Giraffen-hypophyse. Anat. Anz. 100 (1953) 202.
- Klatt, B.: Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. Biol. Gen. 19 (1949).
- Köppel, A.: Arch. Anthropol. 25 (1898) 1.
- Krieg, H.: Der Schädel einer Giraffe. Die Naturwissenschaften (1944) 148—156.
- Krueg, S.: Über die Furchung der Großhirnrinde der Ungulaten. Z. wiss. Zool. 31 (1878) .
- Kummer, B.: Untersuchungen über die Entwicklung der Schädelform des Menschen und einiger Anthropoiden. Abh. z. exakten Biol. H. 3 (1953).
- Marinelli, W.: Grundriß einer funktionellen Analyse des Tetrapoden-schädels. Palaeobiologica 2 (1929) 128—141.
- Die funktionelle Bedeutung der Postorbitalspange bei Giraffe und Pferd. Biol. Gen. 9 (1933) 201—222.
- Neidiger, K.: Maße und Kapazität der Hirnhöhlen. Vet.-med. Diss., Bern 1911.
- Owen, R.: Notes on the anatomy of the Nubian giraffe. Transact. zool. soc. 2 (1841) 217.
- Portmann, A., und K. Wirz: Die cerebralen Indices beim Okapi. Acta Tropica 7 (1950) 120—122.
- Sebastian, A. A.: Aantekeningen by het ontleden van eene Nubische Giraffe. Tijdsch. van natuurl. Gesched. en Physiol. van der Hoeven en Vriese, Leiden 12 (1845) 183.

- Simon, E.: Vordere und mittlere Schädelgrube bei Laboratoriums- und Haussäugetieren. I. Mitteilung. Allgemeine Einleitung. Igel und kleine Laboratoriumstiere. *Acta Anatomica* **22** (1954) 97—127.
- Vordere und mittlere Schädelgrube bei Laboratoriums- und Haussäugetieren. II. Mitteilung. Domestizierte Ungulaten (Schwein, Ziege, Schaf, Rind, Pferd). *Acta anatomica* **23** (1955) 206—241.
- Starck, D.: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Chiropterenocraniums. Das Chondrocranium von *Pteropus semindus*. *Z. Anat.* **112** (1943) 588—633.
- Form und Formbildung der Schädelbasis bei Chiropteren. *Verh. Anat. Ges. Marburg* (1952).
- Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier. Ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säuger-schädels. *Ztschr. f. wiss. Zool.* **157**, Heft 3/4 (1953) 169—219.
- im Druck. Crâne des mammifères. In Grassé „*Traité de Zoologie*“.
- Stephan, H.: Bericht über eine belgisch-deutsche Gemeinschaftsexpedition in Belgisch-Kongo. *Mitt. aus d. Max-Planck-Ges.* 1958, 2, 96—106.
- Virchow, R.: Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes. Berlin 1857.
- Wirz, K.: Studien über die Cerebralisation. Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. *Acta Anat.* **9** (1950) 134—196.

Dr. Petro Amat Muñoz,
Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Str. 14,
Anatomisches Institut.

Untersuchungen am Skelettmuskel¹

1. Mitteilung: Der Bau des Musculus rectus abdominis des Menschen

Eine Untersuchung der räumlichen Anordnung der Muskelfaserbündel

Von

E. Bergenthal und L. Keller

Mit 12 Abbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 8. Januar 1959)

Im Jahre 1932 sagt Petersen in seiner Arbeit über Konstruktionsanalyse und das Reich der vernachlässigten Dimensionen in der Anatomie: „Man kennt die Zelle, wie sie sich fixieren und färben läßt, die Gewebe im Ganzen auch; aber wie die Gewebe nun eigentlich zum Aufbau des Organs im Raum sich verteilen, ist sehr wenig bekannt.“ Ebenso fordert Benninghoff (1935) gerade für den Skelettmuskel eine Durchdringung des Raumes und eine Aussage über den Längszusammenhang der einzelnen Teile. Beide Autoren betonen die Wichtigkeit dieser Erkenntnisse für das Verständnis des Ganzen, da der Funktion eines Organs immer ein Aufbau der einzelnen Teile zum systematischen Gefüge zugrunde liegt.

Nach der grundlegenden Arbeit von Feneis (1935) über die räumliche Anordnung des Bindegewebes im Skelettmuskel sind unter seiner Anleitung in den letzten Jahren mehrere Arbeiten über den Bau und die Funktion verschiedener Skelettmuskeln erschienen.

So wurde auch der M. rectus abd. erst 1951 von Pfeil untersucht. Neben der Beschreibung seiner äußeren Form bringt Pfeil sehr exakte Längenmessungen der Fleischfasern und Sehnenabschnitte sowie Messungen der Höhendifferenzen der in die Sehnen-

¹ Herrn Prof. Dr. Goerttler zum 60. Geburtstag gewidmet.

blätter einstrahlenden Fleischfasern und der Verkürzungsmöglichkeiten des Muskels. Pfeil kommt schließlich zu einer Berechnung der Arbeitsleistung und Kraftentfaltung des Muskels.

Eine Arbeit Körners (1939) über das Myon als konstruktives Bauelement des Muskels befaßt sich mit der räumlichen Anordnung der kleinsten Baueinheiten im quergestreiften Muskel. Körner, der u. a. auch einen Abschnitt des *M. rectus abd.* untersuchte, legt besonderes Gewicht auf die Beschreibung des Muskelsehnenüberganges.

Die vorliegende Arbeit kann also auf bekannten Befunden aufbauen. Sie möchte rein morphologisch das Bauprinzip des Geraden Bauchmuskels darstellen. Sie fragt unter bewußter Vernachlässigung der Bindegewebsarchitektur nach der Zusammensetzung der Fleischfasern zum Bündel und der Bündel zum Muskelganzen.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden am *M. rectus abd.* des Menschen durchgeführt. Das Material stammt von erwachsenen Menschen verschiedenen Alters und Geschlechts. Über die Größenverhältnisse der untersuchten Muskeln gibt die folgende Tabelle Auskunft.

Musculus 1 mit Musculus 3, Musculus 6 und Musculus 7 entstammen Präpariersaalleichen, waren also in situ mit 70 %igem Alkohol konserviert worden. Musculus 4 und Musculus 5 wurden ca. 24 bis 30 Stunden p. m. entnommen und anschließend in 60 %igem Alkohol fixiert. Dazu kommt ein einzelner kaudaler Muskelabschnitt, der seit seiner Entnahme aus dem Präpariersaal — im ganzen ungefähr 5 Jahre — in 70 %igem Alkohol lag.

Zur Erleichterung der Präparation, also der Entfernung des Bindegewebes, versuchten wir eine Lagerung des fixierten Materials in 0,5 %iger Chromsäure, 0,1 und 0,5 %iger Essigsäure, 0,05 %iger Natronlauge, 0,05 %iger Kalilauge und 0,02 %iger Salzsäure. Wir setzten die Muskulatur ferner der aufsteigenden Alkoholreihe aus und wechselten in Anwendung der genannten Reagenzien ab.¹ Als beste Methode der Auflockerung des Bindegewebes erwies sich die Einlagerung der Muskulatur in 60 %igem Alkohol, den wir bei dem in situ fixierten Material 4 Wochen, beim frisch entnommenen

¹ Zur Feststellung der für die Präparation optimalen Fixierungs- und Vorbehandlungsmethoden wurde tierisches Muskelmaterial von Rind und Hund verwendet.

Tabelle

Bezeichnung	Länge des Muskels	Zahl der Inscr.	Ursprungs- breite	Breite an der 1. Inscr.	Breite an der 2. Inscr.	Breite an der 3. Inscr.	Ansatzbreite	Dicke oberer Abschnitt	Dicke zwischen 2./3. Inscr.	Dicke kaudaler Abschnitt
1 r männl.	37,6	3	9,4	8,0	7,5	7,3	2,6	0,6	1,5	1,6
1 l männl.	37,8	3	9,2	8,0	7,5	7,3	2,5	0,6	1,6	1,6
2 r männl.	37,4	4	7,3	7,3	6,4	6,1	2,5	0,8	1,2	1,4
2 l männl.	34,2	4	7,0	7,1	6,6	6,1	2,5	0,9	1,1	1,3
3 r weibl.	42,0	4	8,5	7,7	7,3	7,1	2,9	0,6	0,9	1,2
4 l männl.	24,3	3	8,1	5,6	5,5	5,3	3,9	0,6	0,6	0,7
5 l männl.	21,0	3	—*	7,1	6,6	6,5	3,5	—*	0,7	0,7
6 l männl.	31,6	4	7,8	7,8	7,1	7,2	4,6	0,4	0,6	0,7
7 r weibl.	31,8	3	6,9	7,4	6,3	6,5	4,0	0,5	0,6	0,6
8 kaudales Teilstück	—	—	—	—	—	5,3	2,5	—	—	0,8

* oberster Muskelabschnitt fehlt.

Anmerkungen: Längen-, Breiten- und Dickenmaße in cm angegeben.

l = linkes, r = rechtes Muskelexemplar.

Länge: jeweils am medialen Muskelrand gemessen.

Ursprungsbreite: jeweils in Höhe der stärksten Breite des oberen Muskelabschnittes gemessen.

Inscriptionsbreite: jeweils in Höhe der obersten sehnigen Zacke der Inscription gemessen.

Ansatzbreite: jeweils in Höhe der am weitesten kaudal vorspringenden Muskelzacke gemessen.

Material dagegen doppelt solange einwirken ließen. Das Bindegewebe wurde auf diese Weise spröde und dadurch leichter ablösbar, während die Muskelfasern selbst eine kompaktere Beschaffenheit erhielten, ohne spröde zu werden. Darüber hinaus setzten wir das frische Material einmal einer zweistündigen Siedehitze aus, wodurch die obengenannten Voraussetzungen zur Präparation weiter günstig beeinflußt wurden. Zwischen den einzelnen Untersuchungen, die sich annähernd über ein Jahr hinzogen, bewahrten wir die Muskeln in 0,5 %igem Formol auf. Vor seiner Bearbeitung wurde das Material jeweils kurz gewässert und dann in feuchtem Zustand präpariert. Nachdem die Muskeln von ihren Faszien befreit waren, wurde mit einer feinen Pinzette und besonders geschliffenen Nadeln das Bindegewebe zwischen den Faserbündeln entfernt. Einige Muskeln wurden auf diese Weise bis in die makroskopisch kleinsten

Einheiten zergliedert. Anderen Exemplaren entnahmen wir nach gröberer Präparation einzelne Bündel der verschiedenen Abschnitte, um unter der Zeisschen Präparierlupe bei 6- bis 10facher Vergrößerung deren Aufbau zu betrachten.

Befunde

Die in der Tabelle aufgezeigten Maße kennzeichnen den individuellen Unterschied der untersuchten Muskelexemplare: Obwohl nur an zwei Individuen ein Vergleich zwischen rechtem und linkem Muskel möglich ist, ergibt sich hierbei eine — wenn auch geringgradige — Seitenunterschiedlichkeit. *Musculus 1 l* und *Musculus 1 r* enthalten die kräftigsten, *Musculus 6* und *Musculus 7* die am schwächsten ausgebildeten Fleischfasern und Muskelbündel.

Die Tabelle bestätigt außerdem den schon bekannten Befund, daß der *M. rectus abd.* von kranial nach kaudal an Breite abnimmt und an Dicke zunimmt. Die Muskelursprungslinie, die in ihrer ganzen Ausdehnung kurzsehnige Ursprünge zeigt, beschreibt einen nach kranial konvexen Bogen von unterschiedlichem Krümmungsradius, dessen mediales Ende meist tiefer steht als sein laterales. Die schwach ausgebildeten Muskeln 6 und 7 besitzen mit 5,3 und 5,9 cm die längsten Ansatzsehnen der untersuchten Exemplare. Die stärker entwickelten Muskeln behalten dagegen ihren fleischigen Bau bis fast an die Symphyse hin bei. Die *Inscriptiones tendineae* sind nach Zahl und Form variabel ausgebildet. Schwache Muskeln werden von ihnen nie in ihrer ganzen Breite durchsetzt. Die *Inscriptionen* sind bei ihnen nur fleckförmig ausgebildet. Je kräftiger hingegen ein Muskel ist, um so vollständiger durchsetzen die *Inscriptionen* ihn der Tiefe und Breite nach. Bei allen untersuchten Muskelexemplaren ist die kaudalste *Inscription* am schwächsten ausgebildet. Sie wird regelmäßig an ihrer Dorsalseite von zahlreichen Muskelbündeln überquert, die sich jedoch — wenn auch in geringerer Ausbildung — auch an anderen *Inscriptionen* finden. Die *Inscriptionen* können den Muskel in unterschiedlicher Richtung — also waagerecht, lateral aufsteigend und lateral absteigend — durchsetzen, verlaufen jedoch innerhalb eines Muskels auffallend häufig einander parallel.

Durch stärkere Bindegewebssepten wird der Muskel in gröbere Längseinheiten gegliedert, die wir in den folgenden Ausführungen als Tertiärbündel bezeichnen. Die makroskopisch feinsten Faser-

einheiten, die präparatorisch dargestellt wurden, bezeichnen wir als Primärbündel. Zwischen beiden Größenordnungen benennen wir als Sekundärbündel die Vereinigung mehrerer Primärbündel innerhalb einer Tertiäreinheit. Es sei betont, daß diese Abgrenzung der Baueinheiten schematisch und willkürlich ist und dem wirklichen Bauplan des Muskels nicht gerecht wird. Zur besseren Darstellung der folgenden Befunde erscheint uns diese Nomenklatur jedoch zweckmäßig.

Die Länge der Tertiärbündel ist stets am größten zwischen der kaudalsten Inscription und der kaudalen Insertion des *M. rectus abd.* Sie beträgt hier mindestens ein Drittel der Gesamtlänge des Muskels. Die Tertiärbündel zwischen der Ursprungslinie des *M. rectus abd.* und der kranialen Inscription und die Tertiärbündel zwischen den einzelnen Inscriptionen des Muskels sind schon auf Grund der verschiedenen Anzahl der Inscriptionen in ihrer Länge weit variabler. Die Dicke der Tertiärbündel ist abhängig von der Dicke des Gesamtmuskels. Es erweckt keinesfalls den Eindruck, daß ihre Zahl bei muskelstarken Individuen vermehrt ist.

Versucht man, unter Entfernung des Bindegewebes, die Tertiärbündel eines Muskelbauches voneinander zu trennen, so stößt man überall auf stärkere Fasereinheiten, die von einem dieser Bündel zum andern ziehen. Trotzdem läßt sich aber — abgesehen von den randständigen medialen und lateralen Tertiärbündeln des Muskels — an jedem Bündel eine ventrale und eine dorsale Schicht unterscheiden, die ebenfalls durch kleinere Faserbündel verschiedenen Kalibers miteinander in Verbindung stehen. Die beiden Schichten der Tertiärbündel sind der Länge nach gegeneinander verschoben: Die dorsale Schicht entspringt in den meisten Fällen weiter kaudal aus der Inscription als die ihr vorgelagerte Schicht; dafür schiebt sie sich am Ansatz an der nächst kaudalen Inscription um ein entsprechendes Stück weiter kaudalwärts als die ihr entsprechende ventrale Schicht, so daß eine gleiche Länge beider Bündelschichten resultiert (s. Abb. 1 links).

Zur weiteren Beschreibung der Bündelanordnung greifen wir zunächst den *Musculus 2 r* heraus. An zahlreichen Tertiärbündeln seiner kranialen Abschnitte erkennt man deutlich, daß die Faserbündel der dorsalen Schicht bei ihrem Verlauf von kranial nach kaudal sich nach medial und ventral verschieben. Die kaudalen Anteile der dorsalen Schicht erscheinen dadurch teilweise an der

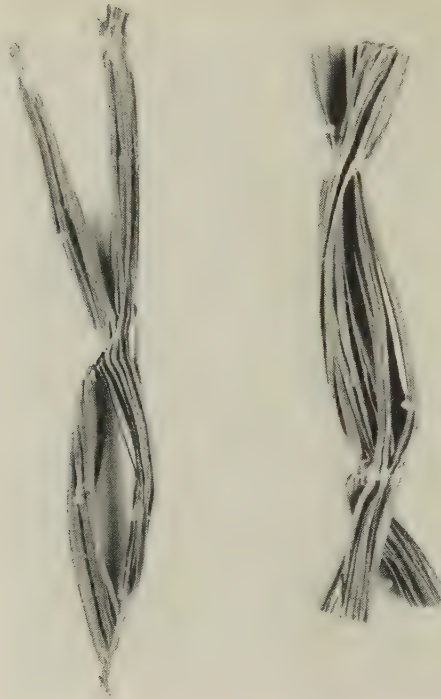


Abb. 1. M. rectus abd. 2 r natürliche Größe

links: Abschnitt zwischen 1. und 2. und 3. Inscription. Ventrale und dorsale Schicht eines Tertiärbündels. Seitenansicht.

Inscription von ventro-kranial nach dorso-kaudal verlaufend. Gleiche Länge beider Bündelschichten

rechts: Abschnitt zwischen 1. und 2. Inscription.

Ventrale und dorsale Schicht eines Tertiärbündels. Ansicht von ventral.

Verschiebung der beiden Bündelschichten gegeneinander als Ausdruck der Torsion des Gesamtbündels

ventralen Oberfläche des Muskels. Die ventrale Schicht lagert sich in ihrem Verlauf von kranial nach kaudal lateral an die dorsale Bündelschicht an; ihre kaudalen Anteile verschwinden z. T. nach dorsal und sind am kaudalen Ende des Bündels nur mehr mit einem Teil ihrer Masse an der ventralen Muskeleoberfläche sichtbar (s. Abb. 1 rechts).

Anteile eines Tertiärbündels, welche in Nähe der kranialen Inscription des Abschnittes hintereinander gelagert waren, liegen in Nähe der kaudalen Inscription des Abschnittes, also nebeneinander. Die einzelnen Fasern eines Tertiärbündels verlaufen also —

abgesehen von den Verflechtungen, die noch beschrieben werden — nicht in paralleler Richtung von kranial nach kaudal, sondern weisen während ihres Verlaufs nach kaudal Richtungsveränderungen von dorsal nach ventral, von medial nach lateral und umgekehrt auf.



Abb. 2. *M. rectus abd.* 21 natürliche Größe

links: Abschnitt zwischen 1. und 2. Inscription.

Dorsale Schicht eines Tertiärbündels.

Ansicht von ventral, Präparation der einzelnen Primäreinheiten.

Kranial: Abgang der Primärbündel aus frontal gestellten Sehnenblättern; kaudal: Ansatz auf gemeinsamer Sehne in kranio-kaudaler Staffelung. Torsion der gesamten Bündelschicht, unterschiedlich starke Drehung der einzelnen Primärbündel

rechts: Abschnitt zwischen 1. und 2. Inscription.

Ventrale und dorsale Schicht eines Tertiärbündels. Ansicht von ventral.

Deutliche Verschiebung der beiden Bündelschichten gegeneinander im Sinne der Torsion.

Die im kranialen Teil des Tertiärbündels ventral gelegene Schicht inseriert an oberer und unterer Inscription weiter kranial, die im kaudalen Teil ventral gelegene Schicht inseriert an oberer und unterer Inscription weiter kaudal

Diese Verschiebung der beiden Bündelschichten gegeneinander, welche durch eine leichte Torsion des Gesamtbündels hervorgerufen wird, ist in allen kranialen Abschnitten aller untersuchten Muskeln nachweisbar (s. Abb. 2b). Sie kann sowohl in den einzelnen Tertiärbündeln des gleichen Muskels wie auch bei verschiedenen Muskelindividuen unterschiedlich stark ausgebildet sein. In ausgeprägten Fällen können die Tertiärbündel während ihres Verlaufs von einer

Inscription zur anderen eine Drehung um 90° ausführen, in anderen Bündeln ist eine Torsion nur angedeutet. Im einzelnen Muskelabschnitt ist die Drehung der Tertiärbündel oft — jedoch nicht immer — gleichgerichtet. In Musculus 6 und Musculus 2 r erfolgt sie in allen oberen Abschnitten lateralwärts, in Musculus 2 l, 4 und 7 dagegen medialwärts. Bei drei Muskelindividuen (Musculus 1 r, 1 l und 3) drehen die lateralen Abschnitte des Muskels nach medial, die medialen hingegen nach lateral.

Da die Tertiärbündel, die dicht am lateralen und medialen Rand des Muskels liegen, dünner sind, und — wie schon erwähnt — keine Trennung in eine ventrale und eine dorsale Schicht erkennen lassen, ist eine Drehung im oben beschriebenen Sinne dort höchstens angedeutet.

Der kaudale Abschnitt des M. rectus abd. unterscheidet sich von seinen kranialen Abschnitten dadurch, daß sich während des Verlaufes seiner Fasereinheiten nach kaudal die einzelnen Tertiärbündel zu größeren Einheiten — sogenannten Muskelköpfen — zusammenschließen. Es ist also im Gegensatz zu den kranialen Muskelbäuchen nicht das Tertiärbündel, sondern ein aus solchen gebildeter Muskelkopf die größte Baueinheit des kaudalen Muskelabschnittes. Während an der letzten Inscription des M. rectus abd. — also am kranialen Ende des kaudalen Muskelbauches — die Tertiärbündel noch einzeln nebeneinander liegen, setzt sich die Endsehne des M. rectus abd. aus den Sehnen seiner Muskelköpfe zusammen. Bei den kräftig ausgebildeten Muskeln sind es je 4–5 zweischichtige Tertiärbündel, die sich im Verlauf des kaudalen Muskelabschnittes zu einem Muskelkopf zusammenschließen. Dagegen fällt auf, daß die beiden schwach ausgebildeten Muskeln 6 und 7 die Muskelköpfe aus einer größeren Anzahl ihrer dünneren Tertiärbündel aufbauen. Wie oben schon hervorgehoben, ist die Anzahl der Tertiärbündel in allen Muskeln annähernd gleich. Die Anzahl der Muskelbäuche im kaudalen Abschnitt des M. rectus abd. ist jedoch von der Dicke des Muskels abhängig. Tatsächlich finden sich in den kräftigsten Muskeln 1 und 2 je 7 Muskelköpfe im kaudalen Abschnitt; bei Musculus 7 lassen sich dagegen nur 4, bei Musculus 6 sogar nur 3 Muskelköpfe feststellen.

Eine weitere Besonderheit im Aufbau des kaudalen Abschnittes des M. rectus abd. liegt darin, daß sich in ihm einzelne Tertiärbündel nur sehr selten von Sehne zu Sehne verfolgen lassen. Ungefähr in

der Mitte ihres Verlaufes innerhalb des kaudalen Muskelbauches fallen die meisten Tertiärbündel büschelförmig auseinander, geben ihre Bestandteile in Form von stärkeren und schwächeren Faserbündeln an benachbarte Tertiärbündel ab und werden durch zustoßende Einheiten benachbarter Bündel zu neuen Tertiärbündeln aufgebaut. Es sind also die Tertiärbündel der letzten Inscription des *M. rectus abd.* und die Tertiärbündel, die in die Sehnen der einzelnen Muskelköpfe einstrahlen, in ihrer Zusammensetzung kaum mehr identisch miteinander. Es entsteht auf diese Weise im kaudalen Abschnitt aller untersuchten Muskeln schon bei grober Präparation das Bild einer starken Flechtung, die nicht nur die Tertiärbündel



Abb. 3. *M. rectus abd.* $11 \frac{1}{2}$ der natürlichen Größe
Kräftigster Muskelkopf des kaudalen Muskelabschnittes nach grober Präparation. Ansicht
von ventral

Büschelförmige Aufsplitterung der Tertiärbündel während ihres Verlaufes zur
Ansatzsehne hin

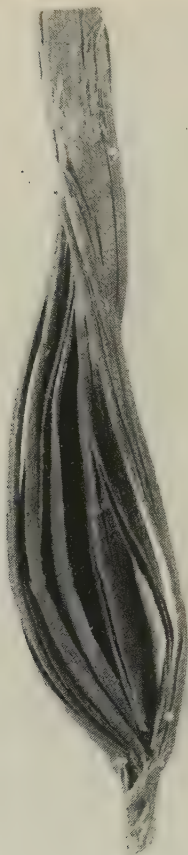


Abb. 4. *M. rectus abd.* 1 l $\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe

Mittlerer Muskelkopf des kaudalen Muskelabschnittes. Ansicht von ventral
Nebeneinanderlagerung der Tertiärbündel an der Inscription, Hintereinanderlagerung der Tertiärbündel an der Endsehne. Dadurch bedingte Änderung der Querschnittform des Muskelkopfes vom flachen Queroval in hohes Längsoval. Kranio-kaudale Staffelung des Tertiärbündelansatzes an Endsehne. Torsion des Muskelkopfes um seine eigene Achse

eines Muskelkopfes untereinander, sondern auch die einzelnen Muskelköpfe miteinander verbindet.

Jeder freigelegte *M. rectus abd.* läßt erkennen, daß im Verlauf seines kaudalen Abschnittes eine deutliche Breitenabnahme erfolgt (s. Tabelle). Diese Formveränderung des kaudalen Abschnittes ist z. T. durch eine Abnahme der Muskulatur zum Ansatz hin bedingt. Indem die Einstrahlung der Tertiärbündel in die Sehne ihres jeweili-

gen Muskelkopfes in unterschiedlicher Höhe — also kranio-kaudal gestaffelt — erfolgt, verliert jeder Muskelkopf zum Ansatz hin an Umfang, um schließlich mit seiner Sehne einen Teil der Endsehne des *M. rectus abd.* zu bilden (s. Abb. 4). Dazu kommt noch, daß der Muskelsehnenübergang der einzelnen Muskelköpfe auf verschiedener Höhe liegt. Der Muskelsehnenübergang des kaudalen Abschnittes des *M. rectus abd.* erfolgt also in unregelmäßiger Staffelung. Hierbei ist auffallend, daß in den meisten Fällen die Sehne in ihren lateralen Abschnitten am weitesten nach kranial reicht.

Außer der Massenverringerung durch den gestaffelten Übergang der Tertiärbündel in die Sehnen der Muskelköpfe und den verschiedenen hohen Übergang der einzelnen Muskelköpfe in die Endsehne des Muskels ist wesentlich für die Formveränderung des kaudalen Abschnittes des *M. rectus abd.* eine räumliche Umordnung der Muskeleinheiten im Bereich der schon erwähnten Flechtungszone verantwortlich: Man hat den Eindruck, daß die einzelnen Tertiärbündel bzw. ihre Aufsplitterungen in der Durchflechtungszone unterschiedlich starke Verschiebungen ausführen. Gleichzeitig erfahren die Tertiärbündel bzw. ihre abscherenden Anteile Torsionen um ihre eigene Achse. Innerhalb eines Muskelkopfes ist dabei stets der gleiche Drehungssinn gewahrt; die Stärke der Drehung ist jedoch innerhalb eines Muskelkopfes wechselnd. Benachbarte Köpfe zeigen gelegentlich verschiedenen Drehungssinn ihrer Tertiärbündel und Tertiärbündelanteile. Die Stärke der Torsion der Tertiärbündel im kaudalen Abschnitt scheint in Abhängigkeit von der Stärke des Muskels zu stehen. Daneben scheinen auch noch individuelle Varianten vorzuliegen. Bei den stärksten Muskeln konnten wir im allgemeinen die stärksten Torsionen beobachten, während bei den schwachen Muskeln 6 und 7 eine Drehung der Tertiärbündel und ihrer Abscherungen in einigen Muskelköpfen des kaudalen Abschnittes überhaupt nicht nachweisbar war. Die Drehung der Tertiärbündel bei deren gleichzeitiger Aufsplitterung und gegenseitiger Verschiebung bringt die Bündel innerhalb eines Muskelkopfes in eine neue Zusammenlagerung. Indem seine Fasereinheiten von einer flachen Nebeneinanderlagerung in eine Hintereinanderlagerung übergehen, geht die Querschnittsform des Muskelkopfes von einem kranialen Queroval auf dem Wege nach kaudal in ein Längsoval über.

Ebenso wie die Torsion der Tertiärbündel um ihre eigene Achse, kann auch die Umlagerung der Tertiärbündel und ihrer Absplitte-

rungen innerhalb eines Muskelkopfes in schwach ausgebildeten Muskeln fehlen. In solchen Fällen behält der Muskelkopf während seines Verlaufs nach kaudal die flach ausgebreitete Form seines Querschnittes bei und nimmt nur durch den kranio-kaudal gestaffelten Muskelsehnenübergang an Umfang ab. Die Faser-einheiten strahlen in solchen Fällen nicht von dorsal in die Sammel-sehne des Muskelkopfes ein, sondern behalten ihre Nebeneinander-lagerung bis zum Ansatz hin bei, um von beiden Seiten an die Sehne des Muskelkopfes heranzutreten.



Abb. 5. *M. rectus abd.* 7 r $\frac{1}{3}$ der natürlichen Größe
 Mediale Hälfte des Muskels nach grober Präparation. Ansicht von ventral
 Aufsplitterung und Umgruppierung der Tertiäreinheiten im kaudalen Muskelabschnitt,
 kranio-kaudal gestaffelter Ansatz der Tertiärbündel an beiden Seiten der Endsehne eines
 Muskelkopfes. Torsionen der Tertiärbündel im kranialen Muskelabschnitt

Die kräftigen Muskeln weisen nun aber keine Dickenzunahme innerhalb ihres kaudalen Abschnittes auf, wie man dies infolge der beschriebenen Formveränderung ihrer einzelnen Muskelköpfe erwartet. Die Dicke aller Muskeln bleibt bis zum Beginn des Muskelsehnenüberganges in allen Teilen des kaudalen Abschnittes gleich und gleicht sogar annähernd der Dicke zwischen der zweiten und dritten Inscription (s. Tabelle).

Die gleiche Muskeldicke wird dadurch aufrechterhalten, daß sich die an Höhe zunehmenden Muskelköpfe im Verlauf des kaudalen Abschnittes um ihre eigene Achse drehen, so daß sie wie schräg gestellte Dachziegel zueinander stehen und sich — je nach der



Abb. 6. M. rectus abd. $8 \frac{1}{2}$ der natürlichen Größe
Kaudaler Muskelabschnitt nach grober Präparation. Ansicht von ventral,
kaudale Ansatzsehne abgeschnitten
Torsion der Bündelungseinheiten links im Bild deutlicher als rechts. Aufsplitterungen und
Anastomosen der groben Faserbündel

Drehungsrichtung — mit der medialen oder lateralen Breitseite gegenseitig decken (s. Abb. 4). Diese Torsion der Muskelköpfe um ihre eigene Achse ist innerhalb eines kaudalen Muskelabschnittes unterschiedlich stark ausgebildet. An den seitlichen Rändern, wo die Muskelköpfe aus einschichtigen Tertiärbündeln bestehen, also bedeutend flacher sind als in Muskelmitte, ist eine Drehung des Muskelkopfes um seine eigene Achse nicht oder kaum festzustellen; gegen die Mitte des Muskels nimmt sie an Deutlichkeit zu. In kräftig ausgebildeten Muskeln ist diese Torsion der einzelnen Muskelköpfe deutlicher als in muskelschwachen Exemplaren. Die Richtung der Torsion kann innerhalb eines Muskels wechseln, wie dies z. B. in *Musculus 8* der Fall ist (s. Abb. 6). In *Musculus 1 l*, *2 l* und *2 r*, *Musculus 3* und *Musculus 5* drehen die Muskelköpfe des kaudalen Abschnittes nach lateral, in *Musculus 4* und *Musculus 1 r* nach medial.

Faßt man die Aufsplitterungen, Torsionen und Verschiebungen der Tertiärbündel und die Torsionen der einzelnen Muskelköpfe um ihre eigene Achse innerhalb des kaudalen Abschnittes des *M. rectus abd.* zusammen, so wird das unübersichtliche Flechtwerk verständlich, das sich bei grober Präparation ergibt. Abgesehen von den Anastomosen der Baueinheiten auf gleicher Frontalebene verschwinden ganze Tertiärbündel und deren abscherende Teile während des Verlaufes nach kaudal in der Tiefe oder tauchen aus der Tiefe an der ventralen Oberfläche empor. Von einer parallelen Anordnung der Muskelfasereinheiten kann also schon in diesen gröbsten Anordnungen keine Rede sein.

Zerlegt man die Tertiärbündel nach Entfernung des Bindegewebes in feinere Einheiten, so bestimmen auch hier Torsion und Flechtung weitgehend die räumliche Anordnung der Muskulatur.

Zur näheren Beschreibung der Verhältnisse greifen wir als Beispiel die dorsale Schicht eines Tertiärbündels zwischen erster und zweiter Inscription eines unserer Muskelexemplare heraus. So ein Bündel besteht an seinem kranialen Ursprung aus 4—6 Sehnenblättern, die parallel zur Frontalebene des Muskels verlaufen, indem sie teils nebeneinanderstehen, teils einander in unregelmäßiger dorso-ventraler Staffelung decken. Aus jedem dieser Sehnenblätter entspringen — meist mit kleinen Eigensehnen — Gruppen von 1 bis 4 Primärbündeln. Die Primärbündel eines Sehnenblattes verlassen dasselbe stets in unterschiedlicher Höhe. Der Abgang der Primär-



Abb. 7. *M. rectus abd.* 1 r natürliche Größe
Abschnitt zwischen 1. und 2. Inscription.

Dorsale Schicht eines Tertiärbündels nach feiner Präparation. Ansicht von ventral
Kranial: unregelmäßige Gruppierung der Primärbündel;
Kaudal: regelmäßig gestaffelter Ansatz derselben als Folge ihrer Ungruppierung während
des Verlaufes. Faseranastomosen zwischen den einzelnen Primärbündeln

bündel aus den verschiedenen Sehnenblättern ist sehr variabel: Sie gehen von einzelnen Sehnenblättern nach vier verschiedenen Richtungen ab, während bei den meisten Sehnenblättern der Abgang der Primärbündel einheitlich nach ventral, dorsal, rechts oder links erfolgt. Wenn die Primärbündel von der Ventral- oder Dorsalseite ihrer Sehne entspringen, so kehren sie an der Stelle ihres Ursprungs der Oberfläche des Muskels ihre Breitseite zu; verlassen sie ihre Sehne dagegen lateral, so liegen sie gekantet, also mit der Schmalseite zur Oberfläche des Muskels gekehrt (s. Abb. 2a).

Am Übergang der Primärbündel in die nächste kaudal gelegene Inscription bietet sich nun ein anderes Bild: Statt der 4–6 beschriebenen Ursprungssehnen mit dem unregelmäßig gestalteten Abgang ihrer Primärbündel liegen am Ansatz der betrachteten Bündelschicht nur 1 bzw. 2 Sehnen vor. Die Primärbündel treten an diese

beiden Sehnen unter Vermittlung kleiner Eigensehnen alle von dorsal her heran. Es besteht also am Ansatz der Primärbündel eine regelmäßige Kranio-Kaudal-Staffelung, indem jeweils das am weitesten ventral ansetzende Primärbündel zugleich das kranialste, das am weitesten dorsal inserierende das kaudalste Primärbündel der Sehne darstellt (s. Abb. 2a u. 7).

Um von der unregelmäßigen Gruppierung beim Abgang aus der Ursprungssehne in diese Hintereinanderlagerung und regelmäßige Staffelung des Ansatzes überzugehen, erfahren die Primärbündel während ihres Verlaufes nach kaudal eine Umordnung ihrer Lage. Eine Längenmessung der einzelnen Primärbündel im Tertiärbündel ergibt, daß alle Primärbündel in ihren fleischigen Anteilen von gleicher Länge sind. Die Verschiebung der Primärbündel erfolgt also nach einem bestimmten Prinzip: nämlich so, daß die am weitesten kranial entspringenden Primärbündel auch auf der Ansatzsehne am weitesten nach kranial und damit nach ventral gelangen; je weiter kaudal ein Primärbündel entspringt, um so weiter schiebt es sich am Ansatz nach kaudal und damit nach dorsal vor.

Während ihrer gegenseitigen Verschiebung führen manche Primärbündel eine Drehung um ihre eigene Achse aus. Diese Torsion der einzelnen Primärbündel ist innerhalb des Tertiärbündels weder gleich gerichtet noch gleich stark (Abb. 2a).

Bezeichnet man die aus einer gemeinsamen Sehne entspringenden und die an gemeinsamer Sehne endenden Primärbündel als eine Sekundäreinheit, so haben sich also in unserem Beispiel einer dorsalen Tertiärbündelschicht durch Reduzierung der Sehnen von 4 bis 6 Ursprungssehnen auf 1—2 Ansatzsehnen, bei gleichbleibender Anzahl der Primärbündel je 3—4 Sekundärbündel der kranialen Sehne zu einem Sekundärbündel der kaudalen Sehne vereint. Die Primärbündel sind dabei so wenig parallel angeordnet, daß sie während des Verlaufes von kranial nach kaudal dauernd die Lage zueinander wechseln. Man kann deshalb in einer der 6 Sekundäreinheiten des Ursprungs die gleichen Primärbündel finden, die sich am Ansatz in beiden Sekundäreinheiten wiederfinden. Einige Primärbündel wechseln während des Verlaufes nach kaudal sogar in Sekundäreinheiten benachbarter Tertiärbündel über, wodurch feine Bündelanastomosen zwischen den einzelnen Tertiärbündeln entstehen.

Die Kreuzungen der Primärbündel im Zuge dieses Umbaues der Sekundäreinheiten führen in der Mitte des Tertiärbündels zum Bild einer ausgesprochenen Durchflechtungszone (s. Abb. 2a, 7, 8).



Abb. 8. M. rectus abd. 3 r natürliche Größe
Abschnitt zwischen Ursprung und 1. Inscription des Muskels. 3 Tertiärbündel nach grober
Präparation. Ansicht von ventral
Anastomosen zwischen den 3 Tertiärbündeln als Folge der Umgruppierung von Primär-
und Sekundärbündeln

Im ganzen gesehen ergibt sich durch die Reduzierung der Sehnenzahl und die Hintereinanderlagerung der Primärbündel für die dorsale Schicht eines Tertiärbündels eine Änderung des Querschnitts, indem dieser von einer rundlichen Form am Ursprung in eine elliptische, also schmal ausgezogene Form am Ansatz des Tertiärbündels übergeht.

Das Prinzip des Umbaus der Sekundäreinheiten mit Neuordnung und Verflechtung der Primärbündel trifft für alle Tertiäreinheiten aller Abschnitte des M. rectus abd. zu. Es zeigen sich in der Ausführung des Bauprinzips jedoch folgende Unterschiede: In den kaudalen Abschnitten des M. rectus abd. vermindern sowohl die Tertiärbündel der ventralen als auch die Tertiärbündel der dorsalen Schicht ihre Sehnen zum kaudalen Ansatz hin. Der regelmäßig gestaffelte Ansatz der Primäreinheiten auf den Sehnen der Sekundärbündel liegt also hier in beiden Schichten am kaudalen Ende der Tertiärbündels, also dort, wo die Tertiärbündel an den Sehnen des

Muskelköpfe inserieren. In den kranialen Abschnitten des *M. rectus abd.* verhalten sich beide Schichten der Tertiärbündel unterschiedlich voneinander: Wir haben oben beschrieben, daß die dorsale Schicht eines Tertiärbündels zum kaudalen Muskelabschnitt hin die Zahl ihrer Sekundärsehnen vermindert und daß die Primärbündel an diesem kaudalen Bündelende in regelmäßiger kranio-kaudaler Staffelung von dorsal her an die Sekundärsehnen herantreten, daß dagegen die Primärbündel am kranialen Ende des Tertiärbündels von verschiedenen Seiten zahlreicher Sekundärsehnen entspringen. In der ventralen Schicht des Tertiärbündels ist es nun



Abb. 9. *M. rectus abd.* 3 r $\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe
Kaudaler Muskelabschnitt, ventrale Schicht eines Tertiärbündels
Ansicht von ventral

Umgruppierung der Sekundär- und Primärbündel mit Anastomosen zwischen den einzelnen Baueinheiten. Deutliche Flechtungszone auf halber Höhe des Bündelverlaufes. Regelmäßige Kranio-kaudal-Staffelung am Bündelansatz



Abb. 10. M. rectus abd. 2 r natürliche Größe

Abschnitt zwischen 1. und 2. Inscription

Ventrale Schicht eines Tertiärbündels. Ansicht von ventral

Kranial: regelmäßig gestaffelter Abgang der Primärbündel;

Kaudal: Einstrahlen der Primärbündel in einzelne frontal gestellte Sehnenblätter. Umgruppierung und Aufsplitterungen der Primärbündel in ihrer Verlaufsstrecke, deutliche Flechtungszone auf halber Höhe der Bündelschicht

genau umgekehrt: Hier liegt das Bündelende mit der geringeren Anzahl seiner Sekundärsehnen und dem regelmäßigen einseitig gestaffelten Abgang der Primärbündel kranial; am kaudalen Bündelende hat die Zahl der Sekundärsehnen zugenommen, und die Primärbündel strahlen in Gruppen bis zu 4 von verschiedenen Seiten in die Sekundärsehnen ein. Es liegen sich also in der Regel in jedem Tertiärbündel der oberen Abschnitte zwei verschieden gebaute Enden gegenüber: Die ventrale Schicht zeigt kranial ihren verschmälerten und kaudal ihren rundlichen Querschnitt, die dorsale Schicht hat ihren rundlichen Querschnitt am kranialen, und ihren verschmälerten Querschnitt am kaudalen Ende des Tertiärbündels. Die Querschnittsform des gesamten, aus ventraler und dorsaler Schicht bestehenden Tertiärbündels verschmälert sich also kaudalwärts nicht. Die Tertiärbündel in den kranialen Abschnitten des M. rectus abd. behalten vielmehr während ihres Verlaufs von kranial nach kaudal annähernd quadratischen bis rhombischen Querschnitt bei.

Dieses Prinzip des Aufbaues der kranialen Tertiärbündel im *M. rectus abd.* wird jedoch nicht starr eingehalten, sondern zeigt verschiedene Varianten, von denen die wichtigsten aufgeführt seien: In allen oberen Abschnitten des *M. rectus abd.* stößt man hin und wieder auf Sekundärbündel, die ihre Enden umgekehrt stellen als dies infolge ihrer Zugehörigkeit zur ventralen oder dorsalen Schicht zu erwarten wäre. Im kranialsten Abschnitt des *Musculus 4*, der sich zur ersten Inscription hin erheblich verschmälert (s. Tabelle), finden sich auffallend viele Tertiärbündel, die nach dem Prinzip des kaudalen Muskelabschnittes gebaut sind, bei denen also die Sekundärbündel beider Schichten ihre regelmäßig gestaffelten Enden an der kaudalen Insertion des Abschnittes haben. Die Tertiärbündel verschmälern somit im Verlauf dieses Muskelabschnittes ihren Querschnitt.

Weiterhin kann die Anzahl der Primärbündel, die sich an einem Ende der Tertiärbündel auf den einseitig gefiederten Sehnen sammeln, von Tertiärbündel zu Tertiärbündel wechseln. Es gibt Tertiärbündel, in denen sämtliche Primärbündel einer Schicht auf einer einzigen Sehne ansetzen, wo also 4, 5 oder 6 Sekundärsehnen des einen Bündelendes einer einzigen regelmäßig gestaffelten Sehne am anderen Ende des Bündels gegenüberstehen. Die Verschmälerung des Querschnitts einer solchen Bündelschicht wird also erheblich sein. In anderen, aber seltenen Fällen nimmt die Sehnenzahl innerhalb einer Bündelschicht überhaupt nicht ab, und es steht jeder Sehne mit unregelmäßigem Ansatz ihrer Primärbündel am anderen Ende des Tertiärbündels eine Sehne mit regelmäßig gestaffeltem Ansatz der Primärbündel gegenüber. In ihrer Zusammensetzung sind diese gegenübergestellten Sekundäreinheiten jedoch keinesfalls identisch, da auch in diesen Fällen zwischen Ursprung- und Ansatzsehnen ein Austausch von Primärbündeln erfolgt.

Der wichtigste Befund trotz allen Variationen des Bauprinzips bleibt also in allen Tertiäreinheiten des *M. rectus abd.* eine Umordnung der Primäreinheiten innerhalb der Sekundärbündel mit den dadurch entstehenden Verschiebungen der Primäreinheiten und dem Bild einer Flechtungszone in Bündelmitte.

Darüber hinaus fallen nun bei feiner Präparation in allen Abschnitten der untersuchten Muskeln zahlreiche Anastomosen zwischen den einzelnen Primärbündeln auf. Manchmal löst sich ein Primärbündel während seines Verlaufes zur nächst kaudalen Inscription völlig in seine Bestandteile auf, indem es sich büschel-

Abb. 11. *M. rectus abd.* 3 r natürliche Größe

Abschnitt zwischen 2. und 3. Inscription

Ausschnitt aus der dorsalen Schicht eines Tertiärbündels. Ansicht von ventral.

Abgang feiner Faseranastomosen aus den Primärbündeln auf halber Höhe ihres Verlaufes

Kranial: aus gemeinsamem, frontal gestelltem Sehnenblatt hervorgehend;

Kaudal: gestaffelter Ansatz

förmig an verschiedene benachbarte Primärbündel aufteilt. Meistens gibt das einzelne Primärbündel jedoch nur einige Muskelfasern oder feine Faserbündel an benachbarte Primäreinheiten ab und läuft selbst als Primäreinheit weiter nach kaudal, wobei es seinerseits Anastomosen aus benachbarten Primärbündeln aufnimmt. Die Abscherungen der feinen Fasereinheiten aus den Primärbündeln erfolgt auffällig oft, jedoch nicht immer, auf halber Höhe des Bündelverlaufes (s. Abb. 7 u. 11). — Die Verbindung der abscherenden Fasern und Fasereinheiten eines Primärbündels mit ihrer neuen Primäreinheit ist so eng, daß es nicht gelingt, sie aus ihrem neuen Verband zu lösen, ohne die einzelnen Fasern desselben zu zerstören. Diese enge Verbindung erfolgt jedoch auf unterschiedlicher Höhe des Faserverlaufes. Oft legen sich die Anastomosen dem neuen Primärbündel in Bündelmitte zunächst locker an, um sich erst kurz vor dessen Ansatz an der Inscription mit seinen einzelnen Fasern zu verflechten.

Die Anordnung der Muskelfasern in den Primärbündeln blieb bei der vorliegenden Untersuchung unberücksichtigt. Es sollte hier — wie eingangs erwähnt — nur der Bau des Muskels makroskopisch und unter der Lupe durch Präparation analysiert werden. Wir können jedoch sagen, daß die feinen Anastomosen zwischen den Primärbündeln die Anteile jedes Muskelabschnittes zu einem einzigen Netz-

werk zusammenschließen. Wir konnten feststellen, daß die Primärbündel durch Torsion und Verflechtung ihre gegenseitige Lage innerhalb eines Tertiärbündels mehrfach wechseln und daß sie auch in benachbarte Tertiärbündel überwechseln. Infolge der oben beschriebenen Torsion der Tertiärbündel um ihre eigene Achse entstehen darüber hinaus Verschiebungen der beiden Tertiärbündelschichten gegeneinander. Für den kaudalen Abschnitt des *M. rectus abd.* konnten wir außerdem Torsionen der großen Muskelköpfe um ihre eigene Achse und Flechtungen der Tertiärbündel innerhalb der Muskelköpfe beschreiben. Die feinen Anastomosen zwischen den



Abb. 12. *M. rectus abd.* $7\frac{1}{3}$ der natürlichen Größe
 Laterales Viertel des Muskels. Ansicht von ventral.
 Deutliche Torsion der Tertiärbündel im kranialen Muskelabschnitt, angedeutet auch im kaudalen Muskelbauch, und Anastomosen zwischen gröberen und feineren Einheiten ergeben das Bild einer netzartigen Flechtung des Muskels

einzelnen Primärbündeln stellen also die letzten Bindeglieder in einem Flechtungssystem dar, das bereits in den großen Baueinheiten beginnt. Die aus einem Primärbündel abzweigenden Fasern treten auf ihrem Weg nach kaudal mit den verschiedensten Primäreinheiten in Verbindung, werden neuen Tertiäreinheiten zugeteilt und in die Torsionen und Flechtungen der feinen und groben Muskeleinheiten einbezogen. Muskelfasern, die am kranialen Ende eines Abschnittes dicht nebeneinander lagen, finden sich am kaudalen Ansatz des Abschnittes häufig in verschiedenen Tertiäreinheiten wieder.

So ist es verständlich, daß sich bei Präparation eines jeden Muskelabschnittes zunächst das Bild einer sehr verzweigten und scheinbar regellosen Flechtung ergibt. Erst bei näherer Betrachtung stellt man fest, daß es sich um die Wiederholung und den gleichzeitigen Ablauf einfacher und einander ähnlicher Bauprinzipien in den groben und feinen Einheiten des Muskels handelt. Das Prinzip der Torsion mit seiner in verschiedenen selbst benachbart liegenden — Abschnitten verschieden starken Ausprägung und das Prinzip der Abscherung von kleineren Einheiten aus größeren Einheiten, das sich bis zur totalen Aufsplitterung größerer Einheiten steigern kann, erklärt das komplizierte Bild der Verflechtung des Muskels in den verschiedenen Größenordnungen seiner Bündelungseinheiten.

Der Aufbau der Inscriptionen des *M. rectus abd.* ist in der vorliegenden Arbeit nicht näher untersucht worden. Da die Zwischensehnen aber an vielen Stellen der untersuchten Muskeln sehr schwach ausgebildet sind, kann man Muskelfaserbündel dickeren und dünneren Kalibers von einem Abschnitt zum anderen verfolgen. Dabei ergeben sich folgende Feststellungen: Der Umbau der einzelnen Tertiäreinheiten mit Kreuzung und Flechtung der Primärbündel setzt sich in den Inscriptionen fort. Er scheint hier sogar stärker zu sein als während des Verlaufes der Muskelbündel zwischen den Inscriptionen. Konnten wir in den oberen Abschnitten des Muskels die einzelnen Tertiärbündel von Inscription zu Inscription verfolgen, so erfahren sie in jeder Inscription einen gründlichen Umbau. Jeder neue Abschnitt des Muskels enthält völlig neu zusammengesetzte Tertiäreinheiten sowohl der seitlichen Faseranordnung nach als auch im Aufbau der Tiefenschichten. Die Faserseinheiten, die in der Inscription von ventral nach dorsal und zum seitlich benachbarten Tertiärbündel übergehen, sind unterschiedlich stark. An vielen Stellen findet sich ein nahezu vollständiger Über-

gang der dorsalen Tertiärbündelschicht in die ventrale Schicht des nächst kaudalen Muskelbauches.

Dieser völlige Schichtenwechsel innerhalb der Inscriptionen ist ein Ausdruck dafür, daß sich die Torsion der Tertiärbündel auch in den Inscriptionen fortsetzt. Dafür spricht folgende Beobachtung: In *Musculus 4*, einem durch vier Abschnitte nach medial drehenden Muskel mit schwach ausgebildeten Inscriptionen, läßt sich die Sehne eines Primärbündels verfolgen, die, von dorsaler Lage ausgehend, die ventrale Oberfläche überquert, um am Ansatz des Muskels wieder dorsal — ungefähr in der Ebene ihres Ausgangspunktes — zu liegen. Dieses verfolgbare Primärbündel hat also in der Inscription im ganzen eine Drehung von 360° ausgeführt. In *Musculus 7* sind Primärbündel zu beobachten, die von ihrer dorsalen Lage am Muskelursprung nach Durchlaufen einer Inscription in die ventrale Faserschicht des Muskelansatzes übergehen. Diese Primärbündel haben sich also nur um 180° gedreht.

Das Prinzip der Torsion und Aufteilung der Bündelungseinheiten liegt also nicht nur bei den fleischigen Anteilen des *M. rectus abd.* vor; es scheint sich nach den erhobenen Befunden auch auf seine sehnigen Anteile im Bereich der Inscriptionen zu erstrecken. Fleischige und sehnige Anteile des Muskels unterstehen demnach dem gleichen einheitlichen Architekturprinzip.

Besprechung der Befunde

Der äußere Bau des *M. rectus abd.* des Menschen ist schon so oft Gegenstand anatomischer Untersuchungen gewesen, daß die vorliegende Arbeit nichts Wesentliches zur Beantwortung dieser Frage beitragen kann. Pfeil (1951) faßt in seiner — in unserer Einleitung erwähnten — Arbeit, der letzten größeren Abhandlung über den Geraden Bauchmuskel, alle diesbezüglichen Angaben des Schrifttums zusammen und fügt seine eigenen Beobachtungen bei. Pfeil macht hier auf die Verschmälerung und gleichzeitige Dickenzunahme des Muskels nach kaudal aufmerksam, was durch unsere Befunde bestätigt wird (s. Tabelle). Auch die Ansicht Pfeils über die Ursprungsverhältnisse des Geraden Bauchmuskels können wir bestätigen. Pfeil stellt nämlich im Gegensatz zu Eisler (1912) an allen Teilen der Ursprungslinie einen sehnigen Abgang der Bündel

fest und betont die unterschiedliche, nicht immer nach medial abfallende Form dieser Ursprungslinie.

Bei äußerer Betrachtung der Inscriptionen ergeben sich kaum neue Gesichtspunkte. Ihre stärkere Ausbildung bei muskelkräftigen Individuen, die schon Hyrtl (1871) beschrieb, hat sich durch unsere Untersuchungen voll bestätigt. Ebenso stimmen wir mit Strasser (1913), Eisler (1912) und Pfeil (1951) in der Aussage überein, daß die kaudalste Inscription am schwächsten ausgeprägt ist; jedoch liegt sie — unserer Beobachtung nach — nicht immer lateral, sondern greift — zumindest in einigen der von uns beobachteten Fälle — auf die mediale Seite des Muskels über. Die Aussage Pongs (1937), daß fast jede Inscription, wenn auch nur mikroskopisch, bis zur Dorsalseite des Muskels durchgehe, scheint uns schon bei äußerer Betrachtung zweifelhaft, da an mehreren Stellen die dorsal durchlaufenden Muskelbündel mehr als die Hälfte der Muskeldicke ausmachen. Auch in diesem Punkt stimmt unsere Annahme mit der von Strasser (1913), Eisler (1912), Mollier (1930) und Pfeil (1951) überein.

Erst bei feinerer präparatorischer Aufarbeitung des Muskels, die weder von Pfeil noch von den bei ihm aufgeführten Autoren durchgeführt wurde, ergeben sich Befunde, die von dem bisher Angenommenen abweichen. Über die Zusammenfügung der Baueinheiten des Skelettmuskelgewebes zum Muskel herrscht im Schrifttum vom Ende des vorigen Jahrhunderts bis zum ersten Drittel dieses Jahrhunderts allgemein die Ansicht, daß die Muskeleinheiten aus parallel gelagerten Systemen verschiedener Größenordnungen bestünden. So ist auch in den Bauanalysen des *M. rectus abd.* die von uns gefundene Torsion der Fasereinheiten bisher nie beschrieben worden. Pfeil (1951) bezeichnet in Übereinstimmung mit den älteren Literaturangaben (Hyrtl, 1871; Kassander, 1904; Eisler, 1912) den *M. rectus abd.* ausdrücklich als longitudinal gefaserten Muskel, dessen grobe und feine Bündel einander parallel laufen. Die Zuspitzung des kaudalen Abschnittes führt Pfeil, wie Eisler, auf eine Konvergenz der groben Bündel zurück, bei der sich dieselben zwar übereinander schieben, in sich aber aus parallel angeordneten Bündeln bestehen sollen. Pfeil betont ausdrücklich, daß die Faserbündel keine stärkere Torsion um die Längsachse zeigen. Beiläufig erwähnt er — in Zusammenhang mit der Beschreibung von Verschiebемembranen — ein Primärbündel, das sich während seines Verlaufes nach kaudal von dorsal nach ventral verschiebt. Bei dieser Angabe Pfeils

dürfte es sich nicht um einen einmaligen Nebebefund, sondern weit eher um das in unseren Befunden dargestellte Prinzip der Torsion handeln. Auch Körner (1939) hat bei seiner Beschreibung des „Myons“ als konstruktives Bauelement des Muskels die Torsion der Bündel im *M. rectus abd.* nicht hervorgehoben. Dies mag zum Teil damit zusammenhängen, daß die Torsion in den einzelnen Muskel-exemplaren unterschiedlich stark ausgeprägt ist. Dazu kommt, daß sich die Drehung unserer Beobachtung nach allmählich — also im Verlauf eines ganzen Abschnittes — vollzieht, so daß sie bei Betrachtung der Muskelsehnenübergänge, auf die Körner sich vor allem konzentriert, leicht übersehen wird. Außerdem hält Körner eine Einteilung der Fasereinheiten in Tertiärbündel und Sekundärbündel für überflüssig und beschreibt jedes Primärbündel für sich als Baueinheit. Die Tendenz der Drehung tritt jedoch — wie aus unseren Befunden hervorgeht — gerade bei Betrachtung größerer Zusammenhänge — also größerer Bündelungseinheiten — deutlich hervor. Ebenso bezeichnet Eggenschwiler (1956), der erst vor kurzem den kaudalen Abschnitt des *M. rectus abd.* an Querschnittsserien untersuchte, den Geraden Bauchmuskel als longitudinal gefasert und in seinen Bündeln parallel angeordnet. Es ist nicht erstaunlich, daß diesem Autor bei seinen an Muskelquerschnitten ausgeführten Untersuchungen die beschriebenen Verhältnisse des Längszusammenhanges verborgen blieben.

Ist also die Torsion der Muskelbündel für den *M. rectus abd.* eine bisher unbekannte Tatsache, so wurde sie in jüngster Zeit für einige andere Muskeln beschrieben. Körner (1939) z. B. kommt in seiner erwähnten Arbeit auf eine Torsion der Primärbündel im *M. gastrocnemius* zu sprechen, die ganz kurz vor dem Einstrahlen der Primärbündel ins Sehnenblatt erfolgt und 90° beträgt. In seiner Arbeit über den *M. abductor dig. V.* beschreibt Heimberger (1951) eine Torsion der feineren und gröberen Muskelbündel um 90° und führt diese auf die senkrechte Stellung der Ansatzsehne gegenüber der des Ursprungs zurück.

Elze (1937) vertritt auf Grund seiner Untersuchungen an verschiedenen Skelettmuskeln die Ansicht, daß die einzelnen Teile eines Muskels in verschiedenen Kontraktionszuständen einen verschieden stark gebogenen Verlauf aufweisen. Er äußert die Meinung, daß der bisher üblich beschriebene, gerade gestreckte Verlauf des Muskelbündels nur eine Ausnahme sei. Obwohl an Hand unserer Unter-

suchungen zu den Lageveränderungen der Teile des Muskels bei der Kontraktion keine Stellung genommen werden kann, soll hier diese Ansicht zitiert werden, da sie für die Beurteilung des Muskelbaues sicher von Bedeutung ist.

Wie die Torsion der gröberen und feineren Bündel, so ist auch deren Umgruppierung zum jeweiligen Ansatz hin für den *M. rectus abd.* bisher noch nicht beschrieben worden. Wohl schildert Körner, daß die Einzelsehnen der Primärbündel sich an den Inscriptionen zu gröberen Sehnenbündeln vereinigen; er sagt jedoch nichts aus über die unterschiedliche Gruppierung der Primärbündel an Ursprung und Ansatz jeder gröberen Einheit. Diese unterschiedliche Gruppierung ist allerdings — wie aus unseren Befunden hervorgeht — für die Formprägung der gröberen Bündelungseinheiten von größerer Bedeutung als für das einzelne Primärbündel, das im Mittelpunkt der Körnerschen Ausführungen steht. Die Umgruppierungen innerhalb der Sekundär- und Tertiärbündel sowie der großen Muskelköpfe sind unserer Meinung nach für die Formwandlung des kaudalen Rectus-Abschnittes ebenso ausschlaggebend wie die von Eggenschwiler beschriebene Abnahme der Fleischfasern gegen die kaudale Ansatzsehne des Muskels hin. Würde die Zuspitzung des *M. rectus abd.* allein eine Folge des verschieden hohen Muskel-Sehnen-Überganges sein, so würde bei Exemplaren mit extrem kurzer Ansatzsehne die Formveränderung des kaudalen Abschnittes erst nahe am Ansatz auftreten. In Wirklichkeit beginnt diese Formveränderung unserer Beobachtung nach bei muskelkräftigen Exemplaren, die ja stets eine kurze Ansatzsehne haben, besonders früh und zeigt eine besonders deutliche Ausprägung. Eine ähnliche Verschmälerung zum Ansatz hin, die sich durch Umgruppierung der Muskelbündel vollzieht, ist für andere Skelettmuskeln schon beschrieben worden. So sagt Heimberger (1951) bei Beschreibung des *M. abductor dig. V.*, daß die Muskelmasse am Ursprung flächenhaft ausgebreitet, am Ansatz dagegen in mehreren Schichten übereinander geschoben sei. Ebenso beschreiben Körner (1939) und Herre (1952) für den *M. abductor poll. brev.*, daß die über eine breite Ursprungsfläche verteilten Faserbündel auf einer einzigen schmalen Ansatzsehne zusammengefaßt werden. Aus der hierbei erfolgenden Verschiebung und Übereinanderschichtung der Muskelbündel ergibt sich eine Veränderung der gegenseitigen Lage der Muskelbündel zwischen Ursprung und Ansatz des Muskels.

Die Umgruppierung von Muskelbündeln innerhalb eines Muskels, der seine äußere Form zum Ansatz hin ändert, ist — wie die erwähnten Beispiele aus dem Schrifttum zeigen — einleuchtend. Beim *M. rectus abd.* jedoch beschränkt sich diese Umgruppierung der Bündelungseinheiten nicht nur auf den seine äußere Form stark verändernden kaudalen Abschnitt. Das gleiche Prinzip des gegenseitigen Lagewechsels der Bündelungseinheiten liegt — wie wir zeigen konnten — auch in den kranialen Abschnitten des Muskels vor.

Der Übergang der Primärbündel des *M. rectus abd.* in die Sehnen vollzieht sich ebenso, wie ihn andere Autoren bereits bei anderen Skelettmuskeln beschrieben haben. Es handelt sich um einen staffelförmigen Ansatz, indem jedes Primärbündel unter spitzem Winkel in seine Ansatzsehne übergeht und vom nächstgelegenen durch ein muskelfreies Sehnenstück getrennt ist. Schon Fick (1856) hat auf diese Art des Muskelfaseransatzes aufmerksam gemacht. Später betont Strasser (1908) die Zweckmäßigkeit dieses Ansatzprinzips für die Raumgewinnung bei der Kontraktion. Strasser beschreibt ferner, daß gleichzeitig und ähnlich wirkende Muskelfasern nebeneinander liegen, was nicht nur eine Folge der Entwicklung sei, sondern auch ein ökonomisches Prinzip im Hinblick auf die gleiche Blut- und Nervenversorgung darstelle. Diesen Gedanken der „funktionellen und konstruktiven Einheit“ stellt Körner (1939) in seiner Arbeit über das Myon als konstruktives Bauelement des Muskels wieder besonders heraus. Feneis (1953) fordert den gefiederten Bau für alle Skelettmuskeln, also auch für die sogenannten spindelförmigen Muskeln, und für die breite Bauchmuskulatur. Die Bildung der großen Muskelköpfe im kaudalen Abschnitt des *M. rectus abd.*, die sich in der von uns beschriebenen Weise durch gestaffelten Ansatz der Tertiärbündel vollzieht, stellt eine Wiederholung des gefiederten Bauprinzips im Bereich der größeren Einheiten dar. Ob der gestaffelte Ansatz der Tertiärbündel an den großen Endsehnen des Muskels nur von dorsal oder von beiden Seiten her erfolgt, scheint — wie wir in den Befunden hervorhoben — vom individuellen Bautyp des Muskels, d. h. von der Dicke der Tertiärbündel abzuhängen. Pfuhls Ausführungen (1936) über die Wirkungsweise gefiederter Muskeln zufolge ist dieser Unterschied für die Funktion der Muskeln ohne Belang.

Über die Längenverhältnisse der Faserbündel in der Skelettmuskulatur werden in der Literatur unterschiedliche Angaben gemacht. Kolb (1937) beschreibt für den *M. tibialis ant.* eine

annähernd gleiche Länge aller Primärbündel, während Heimberger (1951) für den *M. abductor dig. V.* Fasern von sehr verschiedener Länge angibt. Herre (1952) sagt in der Analyse des *M. abductor poll. brev.*: „Je weiter proximal eine Einheit entspringt, um so weiter proximal inseriert sie auch“, betont aber, daß eine Längengleichheit trotzdem nicht erreicht sei. Dagegen findet sich in Eberts Bearbeitung des *M. masseter* (1934) folgende Aussage: „Die Länge der einzelnen Fasern ist im gleichen physiologischen Längsschnitt, d. h. parallel zur Zugrichtung, senkrecht zur Oberfläche, vollkommen gleich, trotz des sehr verschiedenen Ursprungs und Ansatzes.“ Unsere Befunde bestätigen am *M. rectus abd.* diesen von Ebert am *M. masseter* erhobenen Befund. Sie stimmen auch mit der Aussage von Roux überein, die Eisler (1912) in seiner Muskellehre zitiert: „Nebeneinander entspringende oder inserierende Muskelfasern sind entweder absolut gleich lang oder bei Änderung der Hebelarme nur um ein sehr kleines Differential an Länge untereinander verschieden.“ Wenn übrigens, wie Strasser (1908) und Eisler (1912) betonen, die Länge der Muskelfasern in dem zur Verfügung stehenden Raum und der erfordernten Funktion begründet ist, so darf man für Fasern und Bündel gleicher Angriffspunkte gleiche Längenmaße erwarten. Pfeil (1951) hat bei mehreren Exemplaren des *M. rectus abd.* die Faserlängen dorsal und ventral, je 1,2 cm vom medialen Rand entfernt, gemessen und gibt an, daß die Summe der dorsalen Faserlängen durchschnittlich 1,45 cm mehr beträgt als die Summe der ventralen Faserlängen. Es liegt darin wohl kein Widerspruch zu unseren Befunden; denn: erstens folgt aus der Torsion der Bündel, daß Fasern, die der Messung nach auf gleichem Längsschnitt liegen, nicht tatsächlich an der gleichen Sehne anzusetzen brauchen, und zweitens werden alle Längenangaben über Faserbündel nur ungenau sein, weil diese bekanntlich aus einzelnen Muskelfasern bestehen, die — gegeneinander verschoben — eine unterschiedliche Länge der Bündel bedingen können.

Die Anastomosen zwischen den kleinsten Bündelungseinheiten, die zum Teil so stark sind, daß eine Präparation einzelner Primär-, Sekundär- und Tertiärbündel unmöglich ist, bedingen eine dreidimensionale Netzanordnung des Muskels. Körner (1939) beschreibt erstmalig Anastomosen zwischen den kleinsten Fasereinheiten in einem mittleren Abschnitt des *M. rectus abd.*, im *M. gastrocnemius* und im *M. abductor poll. brev.* Er läßt die Frage nach der Bedeu-

tung dieser Anastomosen offen, betont aber das Neuartige seiner Erkenntnis. Zum Unterschied von Körner sahen wir die Faserübergänge zwischen den Primärbündeln nicht nur in Abschnittmitte, sondern auch in Ursprung- und Ansatznähe jeden Muskelabschnittes. Heimberger (1951) erwähnt Anastomosen zwischen den Primärbündeln des *M. abductor dig. V.*; Wohlfahrt hat allerdings schon 1935 auf Anastomosen zwischen den kleinsten Bündelungseinheiten der Augenmuskulatur aufmerksam gemacht. Für den Geraden Bauchmuskel konnten wir feststellen, daß allen Abschnitten das gleiche Prinzip der räumlichen Anordnung seiner Fasereinheiten zugrunde liegt: Torsion und Umgruppierung der Bündelungseinheiten und deren letzter Zusammenhang durch feinste Faseranastomosen lassen den longitudinal gefaserten Muskel als kompliziertes Maschenwerk erscheinen, bei dem man von einer Parallelanordnung der Fasersysteme nicht mehr sprechen kann.

Ein ähnliches Prinzip des Aufbaues wie in den Fleischfasern scheint — wie wir in unseren Befunden hervorhoben — auch in den Inscriptionen vorzuliegen. Pfeil (1951) bezeichnet die Inscriptionen im Längsschnitt als ein „unregelmäßig ineinander gestaffeltes Muskelsehnengewebe“, was sich unserer Meinung nach aus dem an diesen Stellen erfolgenden Umbau der Tertiäreinheiten und ihrer Torsionen ergibt. Ebenso erklärt sich das Abweichen der Sehnenrichtung nach dorsal, das Pfeil bei der Beschreibung einer Inscription erwähnt, aus der über die Inscription fortlaufenden Torsion der Muskelbündel. Einen keilförmigen Aufbau der Inscriptionen, mit der Basis der Sehnenplatte an der Ventralseite des Muskels, wie ihn Pongs (1937) aus der Funktion des Geraden Bauchmuskels ableitet, können wir nicht bestätigen. Mollier (1930) fand bei seinen Untersuchungen über die Konstruktion der vorderen Bauchwand in den Inscriptionen schräg verlaufende und sich verflechtende Sehnenbündel, die sich als Fortsetzungen von Muskelfasern der einzelnen Abschnitte erwiesen. Dieser Befund Molliers stimmt mit unseren Befunden überein; die Zwischensehnen sind keineswegs longitudinal gefaserte Trennwände der einzelnen Muskelabschnitte, sie stellen vielmehr eine Fortsetzung des Muskelbauprinzips in der Sehne dar.

Zusammenfassung

Für die Betrachtung der Architektur des *M. rectus abd.* erwies sich eine Einteilung in Primär-, Sekundär- und Tertiärbündel als

zweckmäßig. Die Prinzipien der räumlichen Anordnung wiederholen sich in diesen Bündelungssystemen verschiedener Größenordnung. Torsion der Bündelungseinheiten sowie Anastomosen zwischen den einzelnen Bündelungseinheiten, die sich bis zur Aufsplitterung ganzer Einheiten steigern können, ergeben das kompliziert erscheinende Bild einer Flechtung. Die Torsion variiert in Drehungssinn und Intensität, Anastomosen und Aufsplitterungen variieren in der Häufigkeit. Daraus ergibt sich sowohl in den verschiedenen Teilen eines Muskels wie auch bei verschiedenen Muskelindividuen eine deutliche Variabilität des Flechtungsgrades.

Schrifttum

- Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Berlin-München 1949.
- Form und Funktion. Zschr. f. d. ges. Naturwissensch. **1** (1935) 149—160.
- Böker, H.: Begründung einer biologischen Anatomie. Zschr. Morph. Anthrop. **24** (1924) 1—22.
- Ebert, H.: Morphologische und funktionelle Analyse des M. Masseter. Zschr. Anat. Entw.gesch. **109** (1939) 790—802.
- Eggenschwiler, E.: Ist die Zuspitzung des M. rectus abdominis in seinem kaudalen Bereich durch Reduktion der Faserdicke oder der Faserzahl bedingt? Acta Anat. **26** (1956) 175—191.
- Eisler, P.: Die Muskeln des Stammes. v. Bardelebens Handb. d. Anat. d. Menschen. Bd. II, Abt. 2, 1. Teil. Jena 1912.
- Allgemeine Muskellehre. v. Bardelebens Handb. d. Anat. d. Menschen. Bd. II, Abt. 2, 1. Teil. Jena 1912.
- Elze, C.: Ungewohntes über Form und Wirkung der Muskeln. Zschr. Anat. Entw.gesch. **106** (1937) 589—599.
- Feneis, H.: Über die Anordnung und die Bedeutung des Bindegewebes für die Mechanik der Skelettmuskulatur. Morph. Jb. **76** (1935) 161—202.
- Fick, A.: Über die Anheftung der Muskelfasern an die Sehnen. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. Wissensch. Med. Leipzig 1856.
- Hägqquist, G.: Gewebe und Systeme der Muskulatur in: v. Möllendorffs Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen. Bd. II, 3. Teil. Berlin 1931.
- Heimberger, G.: Der innere Aufbau des M. Abductor Digiti Quinti. Inaug. Diss. Tübingen 1951.
- Herre, E.: Der innere Aufbau des M. Abductor Policis Brevis. Inaug. Diss. Tübingen 1952.
- Hoepke, H.: Das Muskelspiel des Menschen. Jena 1936.
- Hyrtl, J.: Besondere Betrachtungen über den Geraden Bauchmuskel und seine Scheide. Handb. d. Topograph. Anat. Wien 1871.
- Jones, D. S.: Effects of various incisions on the rectus abdominis muscle. Am. Ass. of Anatomists 62. annual Session. Ref. in: Anat. Rec. **103** 3 (1949) 473.

- Kolb, H.: Morphologische und funktionelle Analyse des M. tibialis anterior. Zschr. Anat. Entw.gesch. **106** (1937) 770—781.
- Körner, F.: Das Myon, das konstruktive Bauelement des Muskels. Zschr. Anat. Entw.gesch. **109** (1939) 609—623.
- Mollier, G.: Beziehungen zwischen Form und Funktion der Sehnen im Muskel-Sehnen-Knochen-System. Morph. Jb. **79** (1937) 161—199.
- Mollier, S.: Die Konstruktion der vorderen weichen Bauchwand. Zschr. Anat. Entw.gesch. **93** (1930) 623—644.
- Petersen, H.: Über Konstruktionsanalyse und das Reich der vernachlässigten Dimensionen in der Anatomie. Med. Welt **19** (1932) 658—660.
- Pfeil, J.: Der Musculus Rectus Abdominis des Menschen. Inaug. Diss. Tübingen 1951.
- Pfuhl, W.: Die gefiederten Muskeln, ihre Form und ihre Wirkungsweise. Zschr. Anat. Entw.gesch. **106** (1937) 749—769.
- Pongs, W.: Über die Zwischensehnen des M. Rectus Abdominis. Inaug. Diss. Freiburg (Br.), 1937.
- Strasser, H.: Lehrb. d. Muskel- u. Gelenkmechanik. Bd. I, Berlin 1908; Bd. II, Berlin 1913.
- Voß, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Aufteilungsgrad der kontraktilen Masse in den Skelettmuskeln. Zschr. mikrosk.-anat. Forsch. **38** (1935) 341—356.
- Wohlfahrt, G.: Untersuchungen über die Gruppierung von Muskelfasern verschiedener Größe und Struktur innerhalb der primären Muskelfaserbündel, in der Skelettmuskulatur, sowie Betrachtungen über die Innervation dieser Bündel. Zschr. mikrosk.-anat. Forsch. **37** (1935) 621—642.

Eleonore Bergenthal, Ludwig Keller,
Freiburg (Br.), Albertstr. 17, Anatom. Institut

Untersuchungen am Skelettmuskel

2. Mitteilung: Der Bau des Primärbündels¹

Eine Untersuchung
der räumlichen Anordnung der Muskelfasern

Von

G. Berlis und L. Keller

Mit 13 Abbildungen

(Eingegangen am 8. Januar 1959)

Arnold schreibt in seinem Handbuch der Anatomie des Menschen (Freiburg, Breisgau, 1845) über den Skelettmuskel: „Die Primitivbündel laufen entweder gerade oder sind zickzackartig, in mehr oder weniger spitzen Winkeln gegeneinander gebeugt, haben in der Regel eine parallele Richtung, durchkreuzen einander schräg und treten in größerer oder geringerer Zahl, indem sie durch Zellstoff verbunden und eingehüllt werden, zu sekundären Bündeln zusammen, . . .“ „Jedes Primitivbündel besteht aus einer größeren und kleineren Zahl von sehr feinen, longitudinal und parallel laufenden Fäden, die nicht weiter in Fasern zerlegt werden können. Es sind dies die primitiven Muskelfasern, . . .“ „Auf diese spirale Bildung der Primitivfasern wurde ich zuerst durch meinen trefflichen Künstler Herrn Fr. Wagner aufmerksam, dem die schiefen Einschnitte zwischen den lichten Punkten auffielen, es gelang mir durch eine einfache Präparation eine größere Zahl von Primitivfäden zu isolieren, und ich überzeugte mich an diesen vollkommen von der spiralen Windung der primitiven Fasern.“

Kölliker schreibt in seinem Handbuch der Gewebelehre des Menschen (Leipzig 1867): „Man glaubte vor nicht langer Zeit

¹ Herrn Prof. Dr. Goerttler zum 60. Geburtstag gewidmet.

allgemein, daß die Muskelfasern ebenso lang sind als die gröberen Muskelbündel, mithin bei allen nicht gefiederten Muskeln ebenso lang als die ganzen Muskeln; jetzt weiß man durch die Entdeckung von Rollett, nach welcher zahlreiche spitze Enden von Fasern im Inneren von Muskeln sich finden, daß dem nicht so ist.“ Die Formbeschreibung der Muskelfasern durch Kölliker schließt mit dem Satz ab: „Außerdem finden sich, die Zunge abgerechnet, . . . seltener Äste und Theilungen in verschiedenen Graden, jedoch nie besonders ausgesprochen.“

Arnold hebt also bereits das Prinzip der Flechtung der Primitivbündel hervor und beschreibt eine spiralförmige Anordnung der Muskelfasern im Primärbündel. Kölliker ist schon die Anastomosenbildung und Aufteilung der Skelettmuskelfasern bekannt. — Eine Baueigentümlichkeit, die heute nur mehr für die nicht aus Ursegmenten entstandenen quergestreiften Muskeln des Kopf- und Halsbereiches als zutreffend angenommen wird. Unseres Wissens liegt bis heute weder über die räumliche Anordnung der Primärbündel im Skelettmuskel, noch über die gegenseitige Lagebeziehung der Muskelfasern innerhalb des Primärbündels eine einheitliche Auffassung vor.

Wir nehmen an, daß die in der ersten Mitteilung am *M. rectus abd.* des Menschen beschriebenen Bauprinzipien der Torsion der Baueinheiten und der Anastomosenbildung zwischen den Baueinheiten, die bis zur völligen Auflösung einer Baueinheit führen kann, zumindest für einen großen Teil der Skelettmuskeln Gültigkeit haben. Zielsetzung der vorliegenden Untersuchung ist es, das räumliche Anordnungsprinzip der Muskelfasern im Primärbündel des Skelettmuskels festzustellen. Die Anordnung des Bindegewebes, der Gefäße und der Nerven im Muskel werden hier ebensowenig berücksichtigt wie in der ersten Mitteilung.

Material und Methode

Die vorliegenden Befunde wurden erhoben:

1. durch Präparation von Teilen aus *Mm. recti abd.* des Menschen (gleiches Material, welches der ersten Mitteilung zugrunde lag) unter der Zeißschen Präparierlupe.
2. an Schnittserien von lange vorfixierten Teilstücken aus verschiedenen Abschnitten des *M. rectus abd.* des Menschen; teils mit,

teils ohne Vorbehandlung des Materials mit der „Semper“-Methode. Frontale Schnittserien wurden mit $7\ \mu$, $15\ \mu$ und $100\ \mu$ Dicke hergestellt und mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

3. an Schnittserien durch Teile eines unmittelbar post operationem nach Zenker fixierten M. rectus oculi sup. des Menschen. Die Schnitte mit einer Dicke von $7\ \mu$ und $15\ \mu$ wurden in sagittaler und horizontaler Ebene gesetzt und ebenfalls mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

4. an zahlreichen verschieden fixierten und gefärbten Einzelschnitten durch verschiedene quergestreifte Muskeln von Mensch, Hund, Rind, Schaf, Fledermaus, Fröschen und Molchen.

5. an Serienschnitten von Embryonen der Institutssammlung.

Bevorzugt untersucht wurden:

- a) eine Horizontalserie eines Embryo von 27,8 mm,
- b) eine Horizontalserie eines Embryo von 40,0 mm,
- c) eine Sagittalserie eines Embryo von 49,0 mm,
- d) eine Horizontalserie eines Embryo von 235,0 mm.

Hierbei wurde besonders der Aufbau von Rumpf- und Augenmuskeln vergleichend in Längs- und Querschnitten beobachtet.

6. an einem gedehnt und einem kontrahiert fixierten M. rectus abd. vom Meerschweinchen. Nach Tötung des Tieres mit Chloroform blieben die beiden geraden Bauchmuskeln unverletzt in der Aponeurose und wurden mit ihren Insertionstellen entnommen. Der linke M. rectus abd. wurde sofort nach der Entnahme in ein Fixierungsgemisch nach Stieve gelegt. Durch diese Fixierung verminderte sich seine Länge von 7,5 cm auf 6 cm. Der rechte M. rectus abd. wurde nach seiner Entnahme in eine 2%-Novocainlösung eingelegt. Nach einer Einwirkungsdauer dieser Lösung von 20 Minuten wurde der Muskel von einer Ausgangslänge von 7,5 cm auf eine Länge von 17,5 cm gedehnt und in diesem gedehnten Zustand in Formol-Alkohol fixiert. Die Dehnung des Muskels erfolgte an seinen Insertionen, so daß die Dehnung einer in vivo vorkommenden entsprach. Sowohl der gedehnt als auch der ungedehnt fixierte M. rectus abd. wurde in seinem kranialen Teil in sagittaler Richtung und in seinem kaudalen Teil in frontaler Richtung in Serie mit einer Schnittdicke von $10\ \mu$ geschnitten und anschließend mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Befunde

Beobachtungen bei der Präparation des *M. rectus abd.* des Menschen.

Die Präparation eines einzelnen Primärbündels des *M. rectus abd.* von Insertion zu Insertion unter der Lupe ist ohne Zerstörung von Muskelfasern unmöglich: alle Primärbündel sind durch zahlreiche verschieden starke Anastomosen mit ihren benachbarten gleichwertigen Einheiten verbunden. Die Abgangstellen von Anastomosen zwischen den einzelnen Primärbündeln liegen in unregelmäßigen Abständen zwischen den Insertionen. Sie bilden zu den durch sie verbundenen Einheiten verschieden große Winkel, wodurch sich ihre verschiedene Länge erklärt. Man hat den Eindruck, daß Anastomosen zwischen den Primärbündeln etwas häufiger in der Mitte zwischen den Sehnenansätzen und in der Nähe des Muskel-Sehnen-Überganges vorliegen. Die ersteren bilden in der Regel einen mehr, die letzteren einen weniger spitzen Winkel zum Längsverlauf der Primärbündel. Von den verschieden dicken Anastomosen zwischen den Primärbündeln bis zum völligen Übergang eines sich mehr oder minder stark aufsplittenden Primärbündels in benachbarte Einheiten bestehen fließende Übergänge. Ebenso können auch durch mehr oder minder vollständige Vereinigung von Primärbündeln neue Einheiten entstehen, die natürlich wiederum mit ihren Nachbarn anastomosieren. Hieraus erklärt sich die unterschiedliche Dicke der einzelnen Primärbündel.

Die Primärbündel des *M. rectus abd.* verlaufen — soweit sie als solche präparatorisch annähernd darstellbar sind — nie in gerader Richtung von Insertion zu Insertion, sondern lassen meist eine deutliche Torsion erkennen. Die Steigungswinkel der spiralig angeordneten Primärbündel sind bei benachbart liegenden Einheiten verschieden. An Stellen der schon beschriebenen Aufzweigungen von Primärbündeln und auch an Stellen dicker und zahlreicher Anastomosen zwischen Primärbündeln läßt sich eine Torsion der Primärbündel oft nicht mehr mit Sicherheit verfolgen. Schon bei mittlerer und besonders bei stärkerer Lupenvergrößerung ist eine Analyse des Aufbaues der Primärbündel möglich. In den präparierten Primärbündeln und manchmal auch in ihren Anastomosen kann man häufig eine deutliche Torsion der Muskelfasern erkennen. Obwohl es technisch unmöglich ist, mit Glasnadeln das

die Muskelfasern in ihrer gegenseitigen Lage haltende Bindegewebe vollständig zu entfernen, konnten wir doch nach starken Läsionen des Endomysium folgende Beobachtung machen: Dreht man einen an einem Ende fixierten Abschnitt eines Primärbündels um seine Längsachse, so ergibt sich bei Drehung in der einen Richtung eine Auflockerung und bei Drehung in der anderen Richtung eine Straffung seines Gefüges. Beachtlich erscheint, daß sowohl der Drehungssinn als auch die Drehungsintensität benachbart liegender Fasergruppeneinheiten verschieden sein kann. Häufig zeigen benachbarte Primärbündel den gleichen Drehungssinn ihrer Fasern, gelegentlich jedoch wechselt der Drehungssinn der Muskelfasern in benachbarten Primärbündeln in kurzen räumlichen Abständen. Es gibt Primärbündel, deren Fasern sehr stark und solche, deren Fasern höchstens andeutungsweise torquiert erscheinen. Die Extremformen sind durch fließende Übergänge verbunden. Auch bei den Anastomosen zwischen den Primärbündeln lassen sich von einer Andeutung bis zur deutlichen Ausprägung einer Torsion die gleichen fließenden Übergänge erkennen. Einzelne Primärbündel lassen in ihrem Verlauf besonders beim Abgang von Anastomosen und bei Aufsplitterungen Änderungen der Torsionsintensität ihrer Muskelfasern vermuten. Änderungen der Torsionsrichtung von Faserbündeln konnten auch in Anastomosen nicht nachgewiesen werden. Die Muskelfasern innerhalb der Primärbündel lassen besonders in der Nähe des Abganges von Anastomosen eine präparatorisch trennbare Gruppenbildung erkennen. Benachbart im Primärbündel liegende Muskelfasergruppen, besonders solche, die in einer Anastomose aus dem Primärbündel abscheren, zeigen häufig eine unterschiedliche Drehungsintensität.

Die Präparation der Primärbündel des *M. rectus abd.* des Menschen zeigt also deutlich zwei Bauprinzipien: Das Prinzip der spiraligen Anordnung der Primärbündel setzt sich in die Fasergruppen derselben fort und ist besonders durch den wechselnden Steigungswinkel benachbarter Einheiten charakterisiert. Das Prinzip der Anastomosenbildung zwischen den Primärbündeln kann sich einerseits bis zur Aufsplitterung ganzer Einheiten in benachbarte Einheiten und andererseits bis zum Zusammenschluß ganzer Einheiten zu neuen Einheiten steigern. Die Kombination dieser beiden Prinzipien in der räumlichen Anordnung der Baueinheiten der Primärbündel ergibt bei der Präparation des *M. rectus abd.* das Bild einer anfänglich nur schwer entwirrbaren Flechtung.

Beobachtungen an verschiedenen Muskelindividuen

Die präparatorischen Befunde sind ausschließlich am *M. rectus abd.* des Menschen erhoben. Zielsetzung unserer mikroskopischen Befunde, die wir nun beschreiben, ist eine Überprüfung der Allgemeingültigkeit der am *M. rectus abd.* des Menschen durch Zergliederung gefundenen Bauprinzipien. Es soll hier der Aufbau der Primärbündel analysiert werden. — Den Verlauf der Primärbündel und ihren Einbau im Muskel übersehen wir bereits durch die Präparation so weit, daß wir auf die sehr teuren und zeitraubenden Rekonstruktionsmethoden verzichten können. — Als Befunde sollen nur Feststellungen mitgeteilt werden, welche an verschiedenen Skelettmuskeln vom Menschen und anderen Säugetieren gemacht werden können. Wir möchten hervorheben, daß wir durchaus nicht alle Muskelindividuen untersucht haben.

Betrachtet man einen Längsschnitt durch einen Skelettmuskel, so ist es nicht möglich, ein Primärbündel über eine längere Strecke als solches zu verfolgen. In den meisten Fällen stößt man schon bei dem Versuch, einzelne Primärbündel gegenseitig abzugrenzen, auf große Schwierigkeiten. Die Analyse dieser Befunde an Serienschnitten ergibt, daß Primärbündel 1. stets in Intensität und Drehungssinn verschieden torquiert verlaufen und 2. durch zahl-

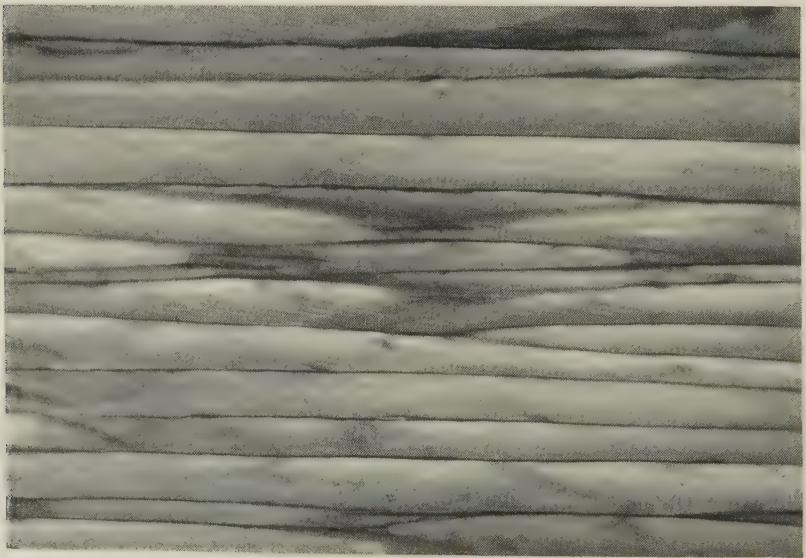


Abb. 1. *M. brachioradialis* Mensch (Vergr. 160fach)

reiche verschieden stark ausgebildete Anastomosen miteinander verbunden sind, ja sogar ineinander übergehen.

Betrachtet man benachbart liegende Muskelfasern in einem Längsschnitt durch einen Skelettmuskel, so ergibt sich auf alle Fälle, daß nebeneinander liegende Fasern nie parallel verlaufen. Häufig wechseln Muskelfasern am Längsschnittbild ihre Nachbarn (Abb. 1). Stets sind einige Fasern in relativ langen Strecken längs getroffen, während bei anderen Fasern Schrägschnitte vorliegen. Das gleiche Bild dieser Anordnung liegt auf Schnitten vor, die in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen parallel zum Längsverlauf des Muskels gelegt sind. Es muß also ein spiraler Verlauf der Muskelfasern innerhalb der Primärbündel vorliegen. Die Analyse des torquierten Verlaufs der Muskelfasern innerhalb einer Bündelungseinheit von der Größe eines Primärbündels zeigt, daß Muskelfasergruppen mit nur andeutungsweise ausgeprägter und solche mit bereits deutlich erkennbarer spiraler Windung nebeneinander liegen (Abb. 2). Der Steigungswinkel der Spiralwindung der einzelnen Fasern in diesen Gruppen ist meist verschieden.

In allen untersuchten Präparaten konnten an den Muskellängsschnitten auch Anastomosen zwischen Muskelfasern nachgewiesen werden (Abb. 3 u. 4). In verschiedenen Muskelindividuen scheinen allerdings die Anastomosen in ihrer Häufigkeit zu variieren. In der mimischen Gesichtsmuskulatur, an Augen-, Zungen- und Kehlkopf-

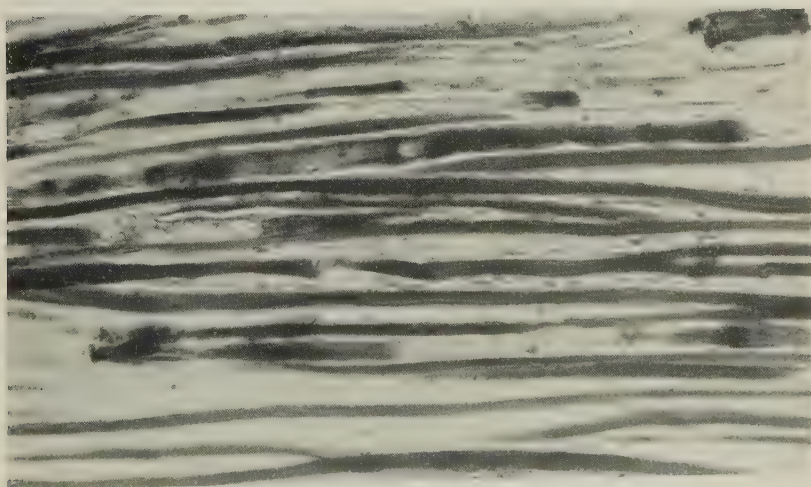


Abb. 2. M. rectus oculi sup. Mensch (Vergr. 160fach)

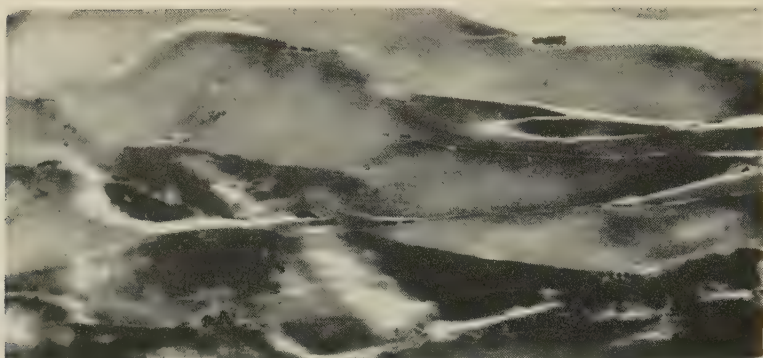


Abb. 3. M. rectus abd. Meerschweinchen (Vergr. 160fach)

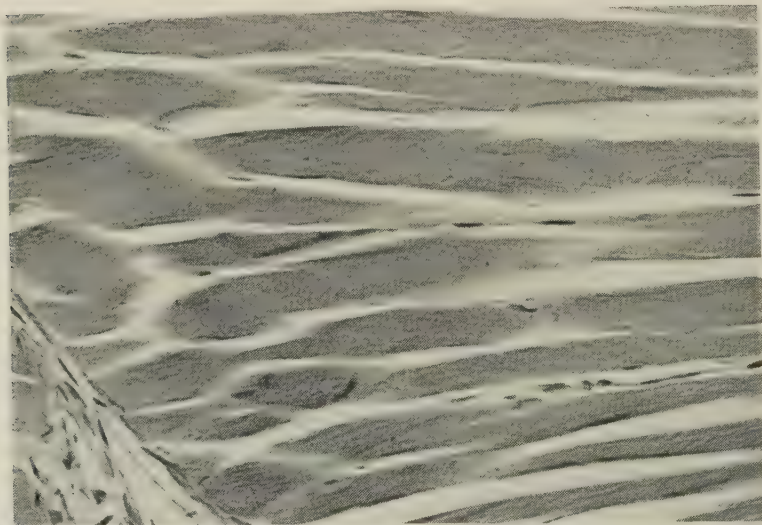


Abb. 4. Muskelansatz an Myoseptum Tritonlarve (Vergr. 160fach)

muskeln und in der quergestreiften Muskulatur des Pharynx und des Oesophagus sind sie häufig zu beobachten. An Rumpfmuskeln scheinen sie nicht ganz so zahlreich zu sein und an den Muskeln der Extremitäten fast noch etwas seltener. Im ganzen gesehen scheinen die Anastomosen zwischen Muskelfasern in der Nähe des Überganges in die Sehne etwas häufiger als in Fasermitteln vorzukommen.

Betrachtet man einen Querschnitt durch einen Skelettmuskel, so sind die Primärbündel, soweit sie als solche überhaupt deutlich

abgrenzbar sind, kaum je allseitig von einer gleichmäßig starken Bindegewebsschicht umgeben. Die benachbart liegenden Primärbündel sind verschieden groß, verschieden geformt und zeigen häufig Anastomosen und auch unregelmäßige Einbuchtungen.

Innerhalb des Primärbündels findet man neben seltenen reinen Querschnitten hauptsächlich Schrägschnitte durch Muskelfasern. Diese verschiedenartigen Schrägschnitte lassen erkennen, daß die Muskelfasern in verschiedenen Richtungen zur Längsachse des Muskels verlaufen und zu dieser verschiedene Winkel bilden. Auch wenn man die meist schräge Schnittrichtung der Muskelfasern am Muskelquerschnitt berücksichtigt, kann man an jedem Muskelquerschnitt feststellen, daß die Muskelfasern eine sehr verschiedene Dicke haben (Abb. 5 u. 6). Die dünnsten und die dicksten Fasern sind lediglich Extreme eines fließenden Größenüberganges. Anastomosen zwischen Muskelfasern sind am Querschnitt häufiger zu beobachten als am gleich dicken Längsschnitt des Muskels. Verfolgt man Muskelfasern in einer Serie von Querschnitten, so läßt sich deutlich erkennen, daß die Dicke einer Muskelfaser mit Aufnahme und Abgabe von Anastomosen wechselt, sofern die Muskelfaser nicht gänzlich in eine benachbarte übergeht.

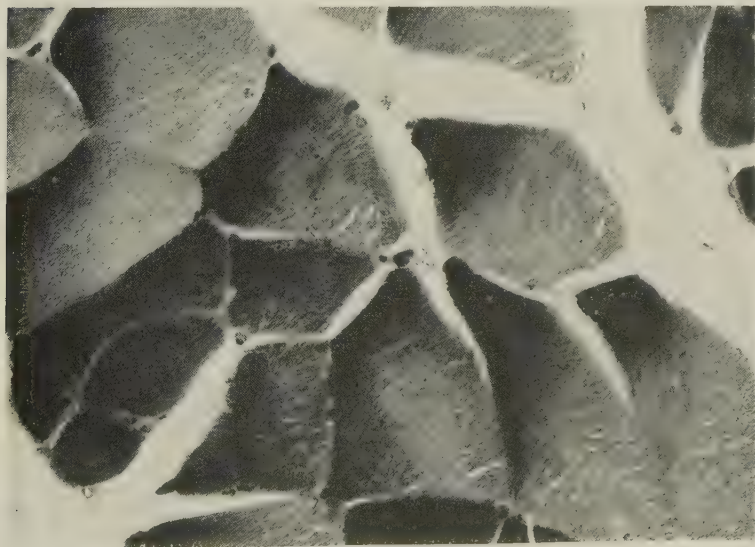


Abb. 5. *M. obliquus abd. ext.* Meerschweinchen (Vergr. 320fach)

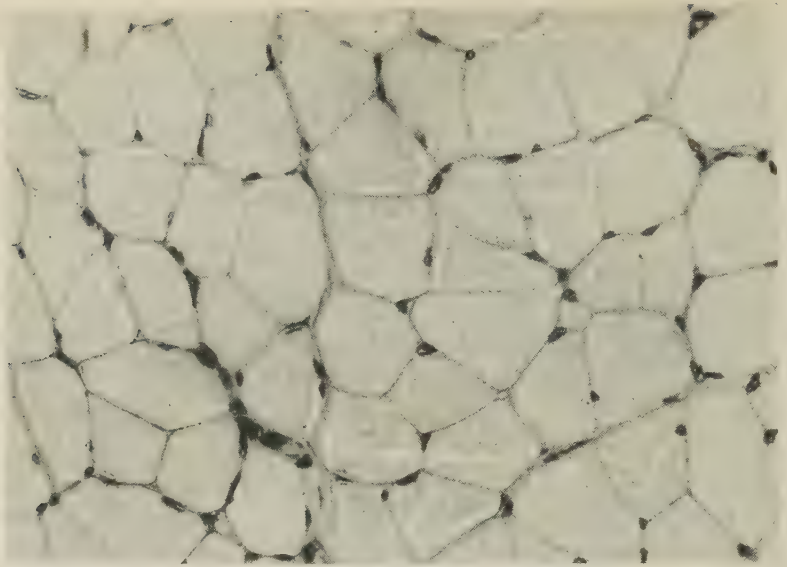


Abb. 6. M. lumbricalis Mensch (Vergr. 320fach)

An Längs- und Querschnitten durch verschiedene Muskelindividuen konnte stets das gleiche Prinzip der räumlichen Anordnung der Primärbündel im Muskel und der Muskelfasern im Primärbündel gefunden werden. In verschiedenen Muskelindividuen eines Organismus variiert zwar — worauf in anderem Zusammenhang eingegangen werden soll — die Dicke der Muskelfasern, das Massenverhältnis zwischen Muskelfasern und Bindegewebe, die Zahl der Nerven und Gefäße pro Raumeinheit des Muskels, usw. Die Vielgestaltigkeit der Muskelformen eines Organismus ist aber in erster Linie durch kleine Variationen des Muskelbauprinzips bedingt: Die Muskelfasern innerhalb eines Primärbündels können einerseits im ganzen mehr in engen oder mehr in weiten Spiralwindungen verlaufen, andererseits können die Steigungswinkel der einzelnen Muskelfasern innerhalb eines Primärbündels stärker oder schwächer differieren. Die Anastomosen zwischen Muskelfasern können sowohl in ihrer Häufigkeit und Größe, wie auch in ihrer Lage zum Sehnenübergang der Muskelfaser variieren. Diese gleichen Variationen, welche die Verschiedenheit der Primärbündel bedingen, wiederholen sich in der Anordnung der Primärbündel und bewirken so das Zustandekommen der verschiedenen Muskelformen.

Beobachtungen über die Entwicklung von Skelettmuskeln

Für die Beurteilung der Architektur des Skelettmuskels scheint die Kenntnis seiner Entwicklung von Bedeutung. Bei der Betrachtung der Entwicklung der Skelettmuskulatur soll hier nur das Zustandekommen der räumlichen Anordnung der Muskelfasern im voll differenzierten Muskel von Interesse sein. Zugunsten einer kurzen zusammenfassenden Schilderung der Lageentwicklung der Muskelfasern in verschiedenen Muskelindividuen, die an Embryonen verschiedenen Alters beobachtet wurde, sollen hier Angaben über Alter und spezielle Formentwicklung einzelner Muskeln unterbleiben.

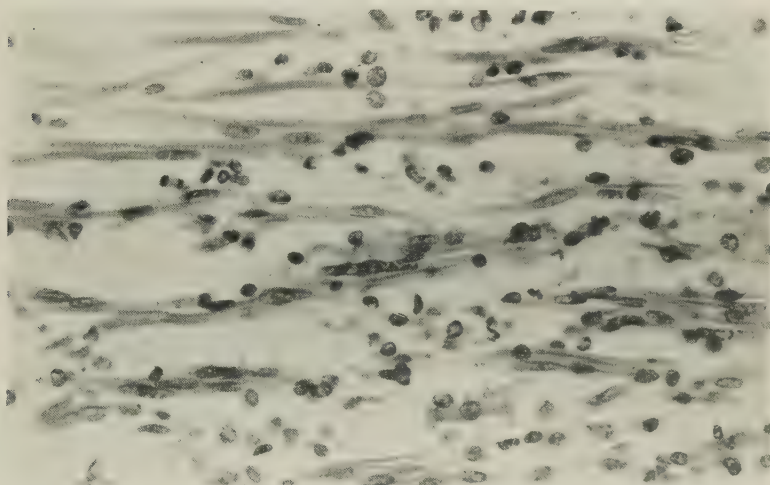


Abb. 7. M. pectoralis maj. menschl. Fet 27,8 mm (Vergr. 320fach)

Die erste Anlage der Fasern eines Skelettmuskels stellt ein in einer Richtung bevorzugt ausgerichtetes Raumnetz dar (Abb. 7). Die bevorzugte Verlaufsrichtung der Fasern geht von Insertion zu Insertion. Die Wachstumsvergrößerung aller Muskeln erfolgt grundsätzlich so, daß das Längenwachstum stets wesentlich größer ist als der Durchschnitt aus Dicken- und Breitenwachstum eines Muskels. Demnach wird das Fasernetz eines Muskels während seines Wachstums immer mehr in der Längsrichtung ausgerichtet. Da die verschiedenen Muskel eine sehr verschiedene Wachstumsintensität

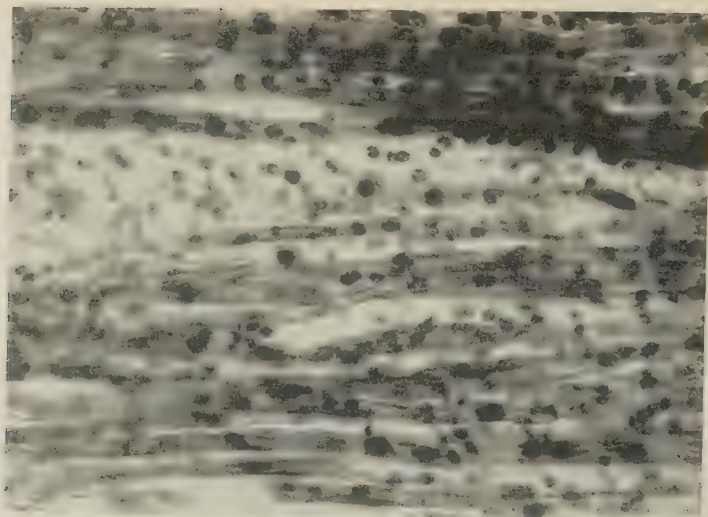


Abb. 8. M. rectus abd. menschl. Fet 49 mm (Vergr. 320fach)

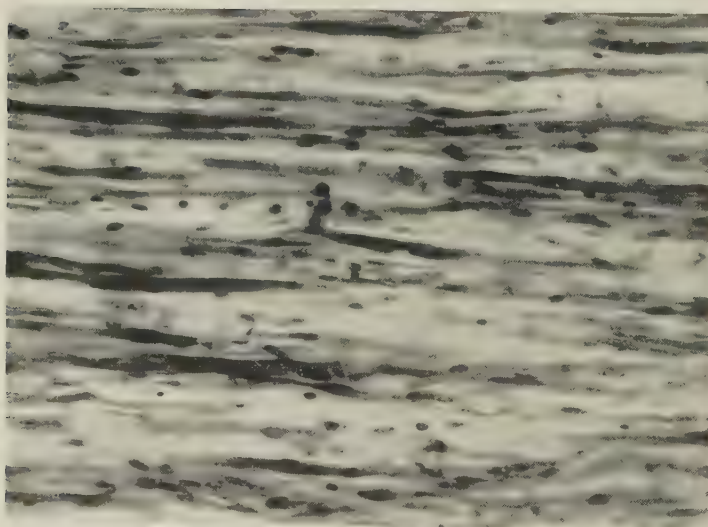


Abb. 9. M. rectus oculi sup. menschl. Fet 23,5 cm (Vergr. 320fach)

besitzen, ist auch die Ausrichtung der Fasern gleich alter Muskel zur Längsachse eine verschiedene, bzw. verschieden alter Muskelindividuen eine gleiche (vgl. Abb. 8 u. 9).

Bereits in jungen Muskelindividuen läßt sich erkennen, daß in der Muskelverlaufsrichtung schon kleine Faserbündel liegen, von denen einzelne Fasern in schrägem Verlauf abscheren, um sich mit Nachbarbündeln zu vereinigen (s. Abb. 7, 8 u. 9). Analysiert man den Verlauf der Fasern in diesen Bündeln unter Benutzung einer Schnittserie, so zeigt sich, daß die Fasern nie parallel, sondern stets gegeneinander gedreht verlaufen. Nach längerem oder kürzerem Verlauf in einem Bündel gehen einzelne Fasern unter Beibehaltung ihres Drehungssinnes, aber mit Veränderung des Steigungswinkels ihrer Spiraldrehung in Nachbarbündel über.

Schon in sehr jungen Muskelanlagen kann man echte Aufzweigungen der Muskelfaseranlagen beobachten. Mit Zunahme der Zahl und der Dicke der Fasern in einem Muskel nimmt auch die Häufigkeit der Anastomosen zwischen den Fasern zu. Bei Muskel mit breiten Insertionen scheint eine Häufung der Anastomosen in der Nähe des Muskel-Sehnen-Überganges vorzuliegen, während bei Muskel mit runden Sehnen die Anastomosen zwischen den Fasern mehr gleichmäßig über den Muskelverlauf verteilt sind. Die Zahl der Faseranastomosen in der Raumeinheit eines Muskels scheint in Abhängigkeit von der Wachstumsintensität des Muskels zu stehen: Muskel mit großer Wachstumsintensität scheinen im fertig ausgebildeten Zustand relativ weniger Faseranastomosen zu besitzen als Muskel mit geringer Wachstumsintensität.

Die Prinzipien der Torsion der Fasern und der Anastomosenbildung zwischen den Fasern sind in der Anlage der gesamten Skelettmuskulatur ziemlich gleichmäßig ausgebildet. Beachtlich erscheint, daß die unterschiedliche Flechtung der Muskeln — bedingt durch unterschiedliche Intensität der Torsion der Fasern und Anastomosenbildung zwischen Fasern — erst in späteren Entwicklungsstadien immer deutlicher hervortritt. Die unterschiedliche Flechtungsintensität steht in Abhängigkeit von der Massen- und Formentwicklung des Gesamtmuskels.

Beobachtungen am kontrahiert und am gedehnt fixierten *M. rectus abd. des Meerschweinchens*

Ein Vergleich der Unterschiedlichkeit der histologischen Bilder des kontrahiert und des gedehnt fixierten Muskels (Abb. 10 u. 11) läßt immerhin einige Schlüsse auf die Lageveränderung seiner Baubestandteile bei der Änderung seiner Gesamtform zu. — Es ist

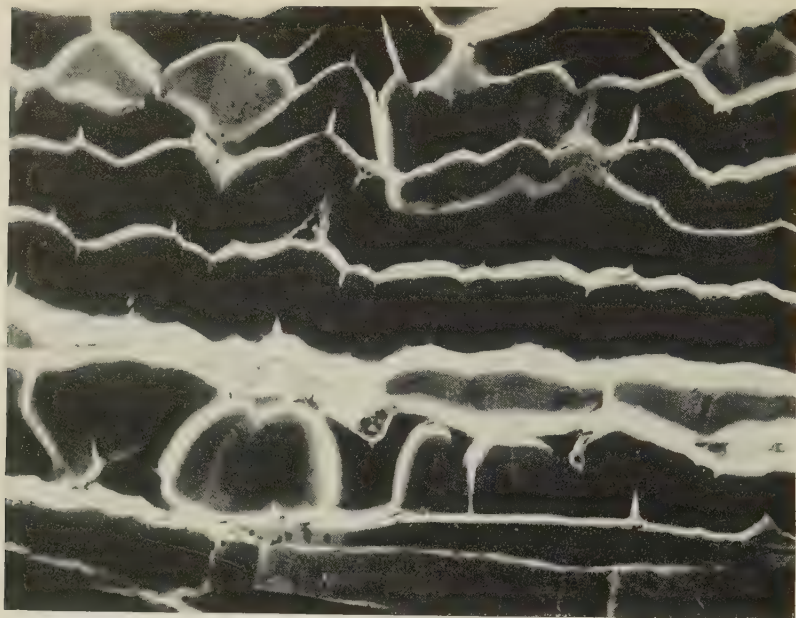


Abb. 10. *M. rectus abd.* kontrahiert fix. Meerschweinchen (Vergr. 160fach)

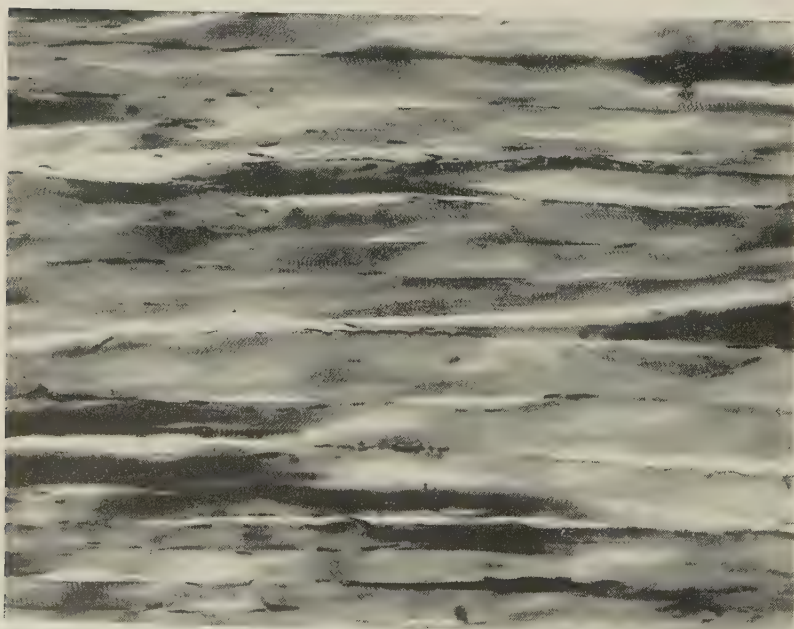


Abb. 11. *M. rectus abd.* Meerschweinchen gedehnt fix. (Vergr. 160fach)

uns bewußt, daß der als „kontrahiert“ bezeichnete Muskel nicht im Zustand der Reizung des zuführenden Nerven fixiert ist und daß er alle Fixierungsveränderungen aufweist. Hieraus ergibt sich, daß sein morphologisches Erscheinungsbild einem in vivo kontrahierten Muskel niemals absolut, sondern nur annäherungsweise gleichgesetzt werden darf. — An den vorliegenden extremen Fixierungszuständen des *M. rectus abd.* des Meerschweinchens seien lediglich einige Befunde herausgestellt, welche zu einem besseren Verständnis der räumlichen Anordnung der Muskelfasern im Skelettmuskel beitragen. Neben der Anordnung der Muskelfasern im Primärbündel sollen dann noch einige sich grundsätzlich wiederholende Prinzipien im Aufbau der Muskelfaser Beachtung finden.

Einzelne Primärbündel lassen sich weder im kontrahierten noch im gedehnten Muskel in größeren Flächen von ihren Nachbarn abgrenzen. Ihrer Beschreibung ist nichts Neues hinzuzufügen. Über Torsion der Muskelfasern und Anastomosenbildung zwischen den Muskelfasern jedoch lassen die vergleichenden Untersuchungen am kontrahierten und gedehnten Muskel Wesentliches erkennen.

Die spirale Anordnung der Muskelfasern wird natürlich im kontrahiert fixierten Muskel besonders deutlich hervortreten. Sagittalschnitte und Frontalschnitte zeigen die gleiche Unterschiedlichkeit der Windungsintensität der Muskelfasern. Verfolgt man eine Muskelfaser in der Schnittserie über eine größere Strecke hin, so zeigt sich, daß sie jeweils zwischen zwei Anastomosenabgängen in gleichmäßiger Spiralwindung verläuft. Besonders bei größeren Anastomosenabgängen wechselt häufig der Steigungswinkel des Spiralverlaufes der Muskelfasern. Muskelfasern mit kleinem und solche mit großem Steigungswinkel ihres Spiralverlaufes liegen oft in enger Nachbarschaft.

Verfolgt man im kontrahierten Muskel die Fleischfasern mit geringster Torsion, so ergibt sich, daß diese meist mit Absplittierungen oder seltener auch als ganze Einheit in das Muskelbindegewebe einstrahlen. Der kontrahiert fixierte Muskel zeigt also besonders deutlich die spirale Anordnung der Muskelfasern im Skelettmuskel mit unterschiedlichem Steigungswinkel benachbart liegender Fasern.

Die Anastomosen zwischen den Muskelfasern sind am gedehnt fixierten Muskel besonders gut sichtbar. Sie sind an Frontalschnitten und Sagittalschnitten in annähernd gleicher Häufigkeit zu finden.

Sie wechseln — wie bereits beschrieben — von kleinsten Einheiten, welche von einer Muskelfaser zur anderen übergehen, bis zur Aufteilung von Muskelfasern in annähernd gleich große Teile, welche in benachbarte Fasern übergehen. Die Häufigkeit der Anastomosen zwischen den Muskelfasern nimmt beim *M. rectus abd.* in der Mitte zwischen zwei Inscptionen und in der Nähe ihres Sehnenüberganges zu. Der gedehnt fixierte Muskel zeigt deutlich den raumnetzartigen Zusammenhang der Muskelfasern im Skelettmuskel.

Zur Charakterisierung der funktionellen Bedeutung des beschriebenen Muskelbaues wird eine Messung der Querstreifungsperioden am kontrahiert und am gedehnt fixierten Muskel vorgenommen. Hierbei wird nur die Länge der ganzen Periode berücksichtigt. Das unterschiedliche Verhalten von isotroper und anisotroper Substanz bei Kontraktion und Dehnung wird bewußt außer acht gelassen, da es für unsere Fragestellung ohne Interesse ist. Die Verschiedenheit der Länge der Perioden im kontrahierten und gedehnten Muskel wird in Beziehung gesetzt zur Verschiedenheit der Gesamtlänge des kontrahierten und des gedehnten Muskels. Am kontrahierten und am gedehnten *M. rectus abd.* des Meerschweinchens werden die Querstreifungsabstände zwischen der ersten und zweiten *Inscriptio tendinea* im Sagittalschnitt gemessen. Die Perioden wurden jeweils an zehn Muskelfasern gemessen. Trotz der Bemühung um Ausschaltung der Messung von Extremformen (schräg geschnittene Fasern, Nähe von Anastomosenabgang usw.) sollen die Messungsergebnisse nur als Annäherungswerte betrachtet werden.

In einer Maßeinheit des Okularmikrometers wird die Zahl der Perioden von einem Z-Streifen bis zum nächsten festgestellt. Im kontrahierten Muskel liegen bei dieser Messung der Querstreifungsabstände an zehn Muskelfasern im Durchschnitt 13,65 Perioden in der Maßeinheit des Okularmikrometers. Die in den zehn gemessenen Fasern gefundenen Extremwerte sind 11 und 16 Perioden pro Maßeinheit. Im gedehnten Muskel liegen bei Messung der Querstreifungsabstände in zehn Muskelfasern im Durchschnitt 6,6 Perioden in der Maßeinheit des Okularmikrometers. Die in den zehn gemessenen Fasern gefundenen Extremwerte sind 6 und 8 Perioden pro Maßeinheit.

Der vorliegende Befund besagt, daß im kontrahierten Muskel die Querstreifungsabstände innerhalb der einzelnen Muskelfasern größere Längenunterschiede aufweisen als im gedehnten Muskel.

Den Befund der immerhin noch verschiedenen Zahl der Perioden in der Maßeinheit bei den verschiedenen Muskelfasern des gedehnten Muskels deuten wir im Einklang mit der Tatsache, daß im gedehnten Muskel keine gerissene Fleischfaser gefunden werden kann, dahin, daß in unserem gedehnten Muskel die Dehnungsfähigkeit der Muskelfasern noch keinesfalls überschritten wurde.

Faßt man die Veränderung der Länge der Perioden als charakteristisch für die Veränderung der Länge der Muskelfasern auf, so ergibt sich eine Längenänderung der Muskelfasern im Verhältnis $6,66:13,65 = 1:2,06$. Die Längenveränderung der beiden Muskeln lag zwischen 6 cm und 17,5 cm, zeigt also ein Verhältnis von 1:2,9. Zieht man in Betracht, daß der *M. rectus abd.* noch die nur geringer dehnbaren Zwischensehnen enthält, so ergibt sich grob gerechnet bei einer Dehnung des Gesamtmuskels von 1:3 eine Dehnung seiner Muskelfasern von 1:2. Dies besagt also, daß bei der Dehnung eines Muskels der räumlichen Umordnung der Muskelfasern eine fast gleich große Bedeutung zukommt wie ihrer Dehnung.

An den Schnittserien durch den kontrahierten und gedehnten *M. rectus abd.* des Meerschweinchens konnten die am *M. rectus abd.* des Menschen durch Präparation erhobenen Befunde bestätigt werden. Hier sei nur noch über den Muskel-Sehnen-Übergang an den *Inscriptiones tendineae* berichtet, da durch die stärkere mikroskopische Vergrößerung und die Verlagerung des Bauegefüges des Muskels bei der Dehnung die schon beschriebenen Befunde noch ergänzt werden können.

Neben der schon erwähnten Staffelung und unvollständigen Ausbildung der *Inscriptiones tendineae* finden sich gelegentlich auch einzelne Fleischfasern oder kleinere Muskelfaserbündel, welche eine *Inscriptio tendinea* fleischig überbrücken. Der Übergang der Muskelfasern in die *Inscriptio tendinea* erfolgt meist in der Art, daß sich die Muskelfasern bei ihrem Sehnenübergang in einzelne in ihrer Einstrahlungsrichtung divergierende Myofibrillenbündel auf Fasern (Abb. 12). Obwohl das Auflösungsvermögen des Mikroskops nicht ausreicht, einen Übergang von Myofibrillen in kollagene Fibrillen zu erkennen, hat man doch den sicheren Eindruck einer direkten Fortsetzung der Myofibrillenbündel in kollagene Fasern der *Inscriptio tendinea*. Nur selten kann man Muskelfasern beobachten, welche mit einer deutlich ausgeprägten kurzen rundlichen Sehne in die *Inscriptio tendinea* einstrahlen.

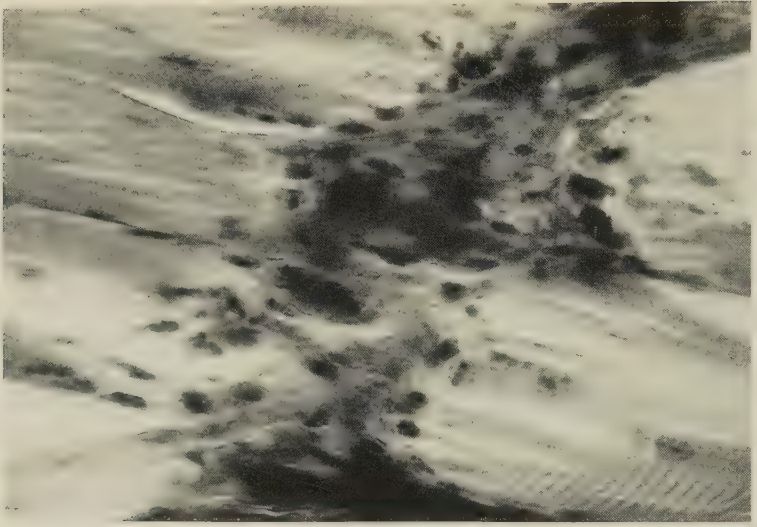


Abb. 12. *M. rectus abd.* gedehnt fix. Meerschweinchen
Einstrahlen der Muskelfasern in *Inscriptio tendinea* (Vergr. 650fach)

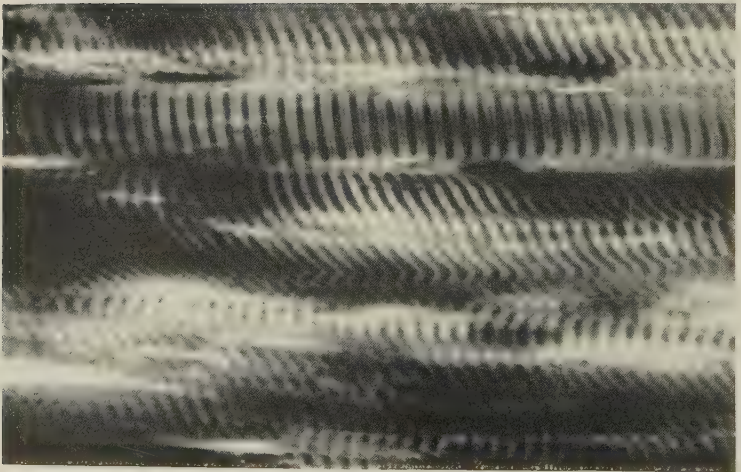


Abb. 13. *M. rectus abd.* gedehnt fix. Meerschweinchen (Vergr. 650fach)

Vergleicht man die Schnittbilder der kontrahiert und der gedehnt fixierten Muskelfasern des *M. rectus abd.* des Meerschweinchens, so fällt eine sehr starke Unterschiedlichkeit der Noniusperioden auf. In den Längsschnitten der Muskelfasern des gedehnten Muskels sind Stellen, welche eine gleichmäßig durchlaufende Querstreifung innerhalb der Muskelfasern aufweisen, seltener als Stellen mit stufenartiger Durchbrechung der Querstreifung. In den Längsschnitten der Muskelfasern des kontrahierten Muskels hingegen ist die gleichmäßig durchlaufende Querstreifung weit seltener durchbrochen. Beim kontrahierten Muskel liegt in den Noniusperioden nur eine geringgradige Periodenverschiebung vor, während beim gedehnten Muskel häufig eine erhebliche Periodenverschiebung auftritt (Abb. 12 u. 13). Beobachtet man die Noniusperioden im gedehnten Muskel, so bekommt man durchaus nicht den Eindruck, daß die Zahl der Querstreifen in den benachbart liegenden Columnae in das Schema: $n, n + 1, n + 2$ usw. einzureihen ist. Man hat vielmehr den Eindruck einer unregelmäßig zu- und abnehmenden Zahl der Perioden in benachbarten Bündeln. Gelegentlich hat man sogar den Eindruck, daß die Querstreifung innerhalb eines Säulchens unregelmäßig wird.

An Stellen, an welchen Anastomosen von Muskelfasern abgehen, findet man eine Häufung der Noniusperioden. Untersucht man am gedehnten Muskel kleinere und kleinste Anastomosen zwischen zwei benachbarten Muskelfasern, indem man ein in der Anastomose einheitlich quergestreiftes Säulchen in den beiden Muskelfasern unter Ausnutzung der Schnittserie weiter verfolgt, so kann man meist folgende Feststellungen machen: Das durch seine Querstreifung charakterisierte Bündel der Anastomose läuft nie parallel zu den übrigen Myofibrillenbündeln in der Muskelfaser und bleibt in der Muskelfaser meist nur eine kurze Strecke randständig. Soweit Myofibrillenbündel in einer Muskelfaser als solche zu verfolgen sind, scheinen sie eine ähnliche Anordnung in Spiralen mit verschiedenen Steigungswinkeln zu besitzen wie die Muskelfasern selbst. In den gedehnten Muskelfasern lassen sich die Säulchen in gleicher Dicke in der Schnittserie nur über relativ kurze Strecken verfolgen. Gelegentlich sieht man zwischen den Myofibrillenbündeln ähnliche Anastomosen wie zwischen den Muskelfasern.

Die Vorbehandlung des zur Untersuchung vorliegenden Materials und das Auflösungsvermögen des Mikroskops gestatten jedoch noch keine absolut sichere Aussage über die räumliche Anordnung der

Myofibrillenbündel in der Muskelfaser. Die gemachten Beobachtungen legen jedoch die Vermutung nahe, daß die Anordnung der Myofibrillenbündel in der Muskelfaser im Prinzip die gleiche ist wie die Anordnung der Muskelfasern im Primärbündel des Muskels.

Besprechung der Befunde

Die vorliegenden Untersuchungen über den Bau des Skelettmuskels bedürfen noch der Ergänzung. Zu dem größten Teil des umfangreichen Schrifttums über den Bau der Skelettmuskulatur soll um Wiederholungen zu vermeiden erst nach Untersuchung der Muskelentwicklung und Untersuchung des Aufbaues der Muskelfaser Stellung genommen werden.

Hier sei lediglich hervorgehoben, daß das beschriebene Bauprinzip der Flechtung, bedingt durch spirale Anordnung der Baueinheiten und Anastomosenbildung zwischen ihnen im wesentlichen schon vor 100 Jahren bekannt war. Seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts wurden dann immer seltener Muskeln und immer häufiger Schnitte durch Muskeln Untersuchungsgegenstand. Die Kenntnis vom Bauprinzip des Muskels wurde nicht mehr erweitert, sondern geriet fast in Vergessenheit.

1908 beschreibt Thulin Muskelfasern mit spirale angeordneten Säulchen im *M. hyoglossus* von *Bufo agui* und in der Zunge des Chamäleons; er erwähnt, daß er ähnliche Bilder in der menschlichen Uvula fand. Er hebt hervor, daß die zentral in der Muskelfaser gelagerten Säulchen in der Regel weniger und die peripher gelegenen mehr „schraubenförmig“ verliefen. Thulin stellt auch fest: „An Isolationspräparaten der Froschzunge habe ich in den bekannten, verzweigten Muskelfasern ganz dieselbe Schraubenstruktur wie an den Schnittpräparaten gefunden, und ich glaube darum, daß die Spiralmuskelfasern mit den verzweigten Muskelfasern wenigstens teilweise identisch sein können.“

Unsere Befunde an Skelettmuskeln weisen ebenfalls darauf hin, daß eine Steigerung der Intensität der spiralen Windung der Baueinheiten meist mit einer Häufung von Anastomosen zwischen ihnen verbunden ist. Mit der Auffassung Thulins, welcher die von ihm beschriebenen Spiralfasern als „atypische Formen“ auffaßt, stimmen wir nicht überein; wir halten diese Fasern für eine Extremform eines allgemein gültigen Bauprinzips der Muskelfasern.

Zu der Ansicht späterer Autoren über die „Ringbinden“ kann aus der Beurteilung des uns vorliegenden Materials keine Stellung

genommen werden. Aus der Vielzahl der Arbeiten über „Ringbinden“ sei lediglich ein Befund hervorgehoben: Die Abbildung 4 von Bergstrand (1938) scheint uns einen deutlichen Hinweis darauf zu geben, daß die Myofibrillenbündel mit verschiedenem Steigungswinkel ihrer Spiralwindung ihre gegenseitige Lage in der Muskelfaser ändern.

Die Arbeiten über die baulichen Eigentümlichkeiten der Muskulatur der Zunge, der Uvula, des Kehlkopfes, des Oesophagus usw. zeigen, daß die Muskulatur dieser Organe lediglich eine Extremform des Bauprinzipis der gesamten Skelettmuskulatur darstellt.

Die nach Laesion von Muskeln auftretenden Regenerationsbilder Goerttler (1935) und Gay und Hunt (1954) lassen Flechtungen im Muskel deutlicher hervortreten. Wir glauben nicht, daß bei der Regeneration neue Bauprinzipien auftreten, sondern nehmen vielmehr an, daß zur Wiederherstellung des Muskelgefüges das ursprüngliche Anlageprinzip wiederholt wird.

Zu dem umfangreichen Schrifttum über Länge, Querschnittsgröße und Form der Muskelfasern kann aus dem vorliegenden Material noch keine Stellung genommen werden. Bei Durchsicht dieses Schrifttums hat man allerdings oft den Eindruck, daß über den Bau von Muskelfasern aus Betrachtung von Einzelschnitten Schlüsse gezogen wurden, die wahrscheinlich bei Betrachtung des Gesamtverlaufes der Muskelfasern widerlegt worden wären.

Der bei Untersuchung des gedehnten Muskels erhobene Befund einer über das Maß der üblichen Vorstellung vom Bau der Muskelfaser hinausgehenden Verschiebung der Muskelsäulchen ist von Speidel (1939) schon geschildert. Speidel hebt hervor, daß die Querstreifung einer Myofibrillengruppe sich gegenüber der einer benachbarten um mehrere Sarkomeren verschieben kann und daß daher keine Parallelanordnung der Myofibrillenbündel vorliegen kann. Der Aufbau der Muskelfaser soll jedoch — wie schon erwähnt — erst später beschrieben werden.

Die von Elze (1937) beschriebene Änderung der Gesamtform der Muskeln bei lebensfrischer Fixierung derselben in verschiedenen Gelenkstellungen setzt ein in sich variables Gefüge ihres inneren Aufbaues voraus. Das geschilderte Bauprinzip macht die Vielgestaltigkeit der äußeren Formveränderung der verschiedenen Muskelindividuen verständlich.

Zusammenfassung

Es kann festgestellt werden, daß schon von frühen Entwicklungsstadien an bei allen Skelettmuskeln das gleiche Bauprinzip vorliegt. Von der Zusammenfügung der größten Baueinheiten zum Muskel bis zur Zusammenfügung der Muskelfasern im Primärbündel findet man ein meist nur geringgradig variierendes Flechtungssystem. Die Flechtung ist bedingt durch Torsion und Anastomosen der Baueinheiten; sie variiert durch Verschiedenheiten der Amplitude und der Steigungswinkel der Spiralwindung der Baueinheiten und durch Verschiedenheiten der Zahl und der Größe der Anastomosen zwischen Baueinheiten.

Schrifttum

- Altschul, R.: „Mixed“ skeletal muscle fibres. *Science (Lancaster)* **116** (1952) 568—570.
- Aurell, G., u. G. Wohlfart: Studien über den mikroskopischen Bau der quergestreiften Muskulatur. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **40** (1936) 402—444.
- Bennet, H. S., u. K. R. Porter: An electron microscope study of sectioned breast muscle of the domestic fowl. *Am. Jour. Anat.* **93** (1953) 61—106.
- Bergstrand, C. G.: Zur Morphologie der quergestreiften Ringbinden. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **44** (1938) 45—55.
- Broman, I.: Über bisher unbekannte quergestreifte Muskeln im harten Gaumen der Nagetiere. *Anat. Anz.* **52** (1919/20) 1—15.
- Bühn, W.: Histologische Untersuchungen an Fischmuskeln. *Zschr. Zellforsch.* **30** (1940) 323—338.
- Cohnheim: Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfaser. *Virch. Archiv* **34** (1865) 606—622.
- Dabelow, R.: Vorstudien zur Betrachtung der Zunge als funktionelles System. *Morph. Jb.* **91** (1951) 33—77.
- Elze, C.: Ungewohntes von Form und Wirkung der Muskeln. *Zschr. Anat. Entw.gesch.* **106** (1937) 589—599.
- Enderlin, M.: Phasenmikroskopische Untersuchungen über Umgebungseinwirkungen auf die quergestreiften Muskelfasern. *Acta. Anat.* **17** (1953) 1—46.
- Engelhardt, A.: Über den helikoidalen Bau menschlicher Augenmuskelfasern. *Anat. Anz.* **101** (1955) 233—236.
- Engelhardt, A., u. O. Popp: Ist die Faser des quergestreiften Muskels wendelartig (helikoid) gebaut? *Z. Biol.* **105** (1953) 405—408.
- Feineis, H.: Zur Entfaltung des Skelettmuskels. *Morph. Jb.* **91** (1951) 552 bis 567.
- Fernandez-Ballas, W. y C. Oberti: Histogenesis y significado del la fibra muscular estriada en mamíferas. *Biologica (Santiago)* **14/15** (1952) 15—27.

- Frick, H.: Berechtigt die Anordnung der Myofibrillen in den Muskelfasern der Säuger zur Annahme eines morphologischen Dualismus (Krüger)? *Zschr. Anat. Entw.gesch.* **117** (1954) 485—496.
- Gay, A. J. jr., a. T. E. Hunt: Reuniting of skeletal muscle fibers after transection. *Anat. Rec.* **120** (1954) 853—873.
- van Gehuchten, A.: Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. *Anat. Anz.* **2** (1887) 792—802.
- Goerttler, K.: Die Gestaltungsfähigkeit des quergestreiften Muskelgewebes unter dem Einfluß experimentell abgeänderter Funktionsbedingungen. *Verh. dtsch. orthopäd. Ges.* 1935 34—40.
Die Anordnung, Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskulatur im menschlichen Stimmband. *Zschr. Anat. Entw.gesch.* **115** (1950) 352—401.
- Günther, P. G., u. P. Krüger: Über artspezifische Besonderheiten der Fasern mit „Felderstruktur“ in der quergestreiften Muskulatur von wilden und domestizierten Ratten. *Zschr. Anat. Entw. gesch.* **119** (1955) 1—6.
- Graf, P.: Eigenartige Strukturverhältnisse in der Muskulatur der menschlichen Uvula. *Zschr. Anat. Entw.gesch.* **114** (1949) 399—419.
- Hägglquist, G.: in v. Möllendorffs Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen. Bd. 2, 4. Teil. Springer (1956).
- Heidenhain, M.: Plasma und Zelle. Bd. II, Jena 1911.
in Bardelebens Hdb. Bd. 8, Jena 1911.
Die Entdeckung der Noniusfelder in der quergestreiften Muskulatur. *Anat. Anz.* **51** (1918) 49—53.
- Hopf, G.: Größenunterschiede der Muskelfaserquerschnitte zwischen den einzelnen Portionen des M. masseter beim Menschen und bei einigen Säugetieren. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **35** (1934) 195—217.
- Hiner, R. L., O. G. Hankins, H. Sloane, C. R. Fellers a. E. E. Anderson: Fiber diameter in relation to tenderness of beef muscle. *Food Res.* **18** (1954) 365—376.
- Joubert, D. M.: Growth of muscle fibres in the foetal sheep. *Nature* (London) **175** (1955) 936—937.
- Kirsche, W.: Histologische Untersuchungen über das periphere Nervensystem der Teleostier. *Anat. Anz.* **96** (1948) 419—454.
- Krüger, P.: Die Innervation der tetanischen und tonischen Fasern der Skelettmuskulatur der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* **97** (1949) 169—175.
— Tetanus und Tonus der quergestreiften Skelettmuskelfasern der Wirbeltiere und des Menschen. Leipzig 1952.
- Krüger, P., u. P. G. Günther: Fasern mit „Fibrillenstruktur“ und Fasern mit „Felderstruktur“ in der quergestreiften Skelettmuskulatur der Säuger und des Menschen. *Zschr. Ant. Entw.gesch.* **118** (1955) 317—323.
- Kuffler, St. W., a. W. Vaughan: Properties of the „slow“ skeletal muscle fibres of the frog. *Jour. Physiol.* **121** (1953) 318—340.
- v. Lanz, T., A. Kressner u. R. Schwendemann: Der Einbau der oberflächlichen und der tieferen Venen am Bein, morphologisch und konstruktiv betrachtet. *Zschr. Anat. Entw.gesch.* **108** (1938) 695—718.

- Lubosch, W.: Bemerkungen über die Zungenmuskulatur des Chamäleons. *Morph. Jb.* **71** (1933) 158–170.
- Untersuchungen über die Visceralmuskulatur der Sauropsiden. *Morph. Jb.* **72** (1933) 584–666.
- Allgemeine Fragen, die sich an meine Darstellung der Visceralmuskeln im Hdb. d. vergl. Anat. der Wirbeltiere (Bd. V 1938) anschließen. *Morph. Jb.* **83** (1939) 163–174.
- Markus, H.: Weitere Untersuchungen über den Bau quergestreifter Muskeln. *Anat. Anz.* **55** (1922) 475–497.
- Maser, J.: Studien über die Umbildung und den Feinbau der von den lateralen occipito-spinalen Nerven versorgten Muskeln der Teleostier. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* **70** (1949).
- Pfuhl, W.: Die Regeneration der quergestreiften Muskelfasern nach wachstümlicher Degeneration. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **41** (1937) 569–616.
- Pons-Tortella, E.: Zur Entwicklung der Form und der Muskulatur der Zunge beim Menschen. *Zschr. Anat. Entw.gesch.* **105** (1936) 72–78.
- Rohen, J.: Über den funktionellen Zusammenhang zwischen glatter und quergestreifter Muskulatur im menschlichen Oesophagus. *Anat. Anz.* **102** (1955) 210–216.
- Rollhäuser, H., u. G. Wendt: Zur inneren Mechanik des hypertrophischen Muskels. *Morph. Jb.* **95** (1955) 151–161.
- Ruska, H.: Elektronenmikroskopischer Beitrag zur Histologie des Skelettmuskels kleiner Säugetiere. *Zschr. Naturforsch.* **9 b** (1954) 358–371.
- Schmidt, J. W.: Verbindungen der Myo- und Sehnenfibrillen polarisationsoptisch geprüft am Rückenflossenmuskel von Hippocampus. *Zschr. Zellforsch.* **24** (1936) 336–359.
- Über den feineren Bau der Muskulatur der Körperwand von Sagitta. *Zschr. Zellforsch.* **28** (1938) 674–696.
- Speidel, C. C.: Studies of living muscles. II. Histological changes in single fibers of striated muscle during contraction and clotting. *Am. Jour. Anat.* **65** (1939) 471–529.
- The fundamental transverse arrangement of cross striae in myofibrils of striated muscle. *Anat. Rec.* **100** (1948) 91–100.
- Stöhr, Ph. jr.: Beobachtungen zur Histopathologie des Muskel- und Nervengewebes im menschlichen Oesophagus. *Zschr. Anat. Entw.gesch.* **114** (1949) 185–215.
- Studnicka, F. K.: La question de la jonction du muscle avec le tissu conjonctif dans l'histologie plus ancienne et dans l'histologie plus recente. *Cellule* **53** (1950) 257–268.
- Thiel, H.: Histologische Untersuchungen an Skelettmuskeln von Urodelen. *Zschr. Zellforsch.* **30** (1939) 67–77.
- Thulin, I.: Muskelfasern mit spiralig angeordneten Säulchen. *Anat. Anz.* **33** (1908) 241–252.
- Voss, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Aufteilungsgrad der kontraktilen Masse in den Skelettmuskeln. Der Nachweis eines verschiedenen Aufteilungsgrades in den drei Teilen des Trapezmuskels. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **36** (1934) 179–190.

- Voss, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Aufteilungsgrad der kontraktiven Masse in den Skelettmuskeln. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **42** (1937) 418—432.
- Wilkes, W.: Strukturveränderungen an quergestreiften Muskelfasern durch physiko-chemische Einwirkungen. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **62** (1956) 51—69.
- Wohlfart, G.: Quergestreifte Ringbinden in normalen Augenmuskeln. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **29** (1932) 592—604.
- Zur Kenntnis der Altersveränderung der Augenmuskeln. *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **44** (1938) 33—44.
- Eine neue Methode für quantitativ-histologische Studien an den Skelettmuskeln ... *Zschr. mikrosk.-anat. Forsch.* **51** (1942) 480—497.

Gustav Berlis, Ludwig Keller,
Freiburg (Br.), Albertstr. 17, Anatom. Institut

Schädelstudien an heimischen Wassernagern

**Vergleichende und funktionelle Kraniologie von *Castor fiber*,
Ondatra zibethica, *Arvicola terrestris* und *Myocastor coypus***

Von

H.-A. Freye

Mit 8 Abbildungen und 4 Tabellen

(Eingegangen am 23. Januar 1959)

Wenn im folgenden der Versuch unternommen wird, die Schädel der heimischen Wassernager vergleichend zu untersuchen und funktionell zu analysieren, so wird damit ein mehrfacher Zweck verfolgt. Die Anatomie des Wirbeltierkopfes und das Problem seiner Formbildung hat ja immer wieder Morphologen, Entwicklungsphysiologen, Embryologen, Neurologen, Deszendenztheoretiker u. a. m. auf den Plan gerufen, und kaum ein anderes Gebiet der Morphologie ist von so verschiedener Fragestellung aus angegangen worden. Es liegt auf der Hand, daß dabei im Laufe der Zeit die Bewertung der Forschungsmethoden wiederholte Verschiebungen erfahren hat, und mehr als in anderen morphologischen Bereichen haben bei diesem diffizilen Thema immer wieder Spekulationen echte Lösungsversuche vorweggenommen (vgl. Kühn, 1950). In jüngster Zeit nun ist das Kopfproblem unter neuen Gesichtspunkten besonders durch den Frankfurter Arbeitskreis (Starck, Hofer, Barnikol, Frick, Kummer, Lang, Schneider) von vergleichend-anatomischer und embryologischer Seite in Angriff genommen worden. Es hat sich dabei gezeigt, daß nicht nur zahlreiche allgemein biologische Probleme erläutert, sondern auch Fragen der Konstitutionsbiologen, Anthropologen und der praktischen Medizin einer befriedigenden Antwort näher geführt werden können (vgl. Starck 1953). Bei seinen Untersuchungen kommt Starck (1952)

zu dem Schluß, daß zur weiteren Lösung des Kopfproblems grundsätzlich zwei Wege aussichtsreich erscheinen: „Einmal könnte die bessere Kenntnis von Spezialanpassungen aufschlußreich sein. Dann bedarf der Gestaltwandel des Craniums in der Ontogenese einer gründlichen Erforschung.“

In den nachfolgenden Schädeluntersuchungen soll der erste Weg, die Analyse von Spezialanpassungen, beschritten werden. Das Untersuchungsmaterial, im und am Wasser lebende Rodentier, liegt zwar abseits von der aus medizinischen, anthropologischen und entwicklungsgeschichtlichen Erwägungen verfolgten phylogenetischen Linie (Insectivora — Prosimii — Anthropeidea) der Frankfurter Arbeitsrichtung. Eine genauere Kenntnis des Nagermaterials kann aber die auf dieser Entwicklungslinie erhobenen Befunde auf ihre mammalogische Allgemeingültigkeit prüfen und darüber hinaus weitere zoologische Kenntnisse an der ebenfalls von den Insectivora herkommenden, durch die Entwicklung des Nagegebisses in sich aber schon stark spezialisierten Ordnung der Rodentia gewinnen.

A. Material und Untersuchungsmethodik

Zur Untersuchung gelangten insgesamt 70 Schädel vom Biber (*Castor fiber* L., 1758), 100 Schädel der Bismarratte (*Ondatra zibethica* (L.) 1766), 25 Schädel der Schermaus (Wasserratte, *Arvicola terrestris* (L.) 1758) und 16 Schädel der Nutria (*Myocastor coypus* (Molina) 1782). Das Bibermaterial gliedert sich auf in Schädel von Rhône- und Elbe-Biber, vom norwegischen, russischen sowie nordamerikanischen Biber und umfaßt damit Vertreter des gesamten Rassenkreises.¹ Das Bismarrattenmaterial besteht aus je 50 männ-

¹ Für die Möglichkeit, Schädel von Bibern aus dem Staatlichen Naturschutzgebiet der UdSSR von Woronesh untersuchen zu können, danke ich dem Leiter der Säugetierabteilung des Zoologischen Museums von Moskau, Herrn Prof. Dr. W. G. Heptner, auch an dieser Stelle ganz besonders. Für die lebenswürdige Überlassung von Material bin ich des weiteren den Herren Prof. Dr. Kl. Zimmermann, Berlin, Prof. Dr. Hinze, Nedlitz, und Hinsche, Dessau, zu Dank verpflichtet. Die Verbindung mit dem Moskauer Museum und die Altersbestimmung der Bismarratten nach der Methode von Zybankow (1955) übernahm Herr Dozent Dr. G. Müller, auch ihm sei hiermit bestens gedankt. Nicht zuletzt aber gebührt mein Dank Herrn Prof. Dr. von Lengerken für seine wohlwollende Unterstützung sowie Herrn Prof. Dr. Hüsing für die Überlassung des Arbeitsplatzes und seine rege Anteilnahme am Fortgang der Untersuchungen.

lichen und weiblichen Schädeln, die nach einwandfreiem Erhaltungszustand aus einer Kollektion von etwa 300 Stück, sämtlich aus dem Gebiet der Deutschen Demokratischen Republik stammend, ausgesucht wurden. Das Schermausmaterial ist mitteldeutscher Herkunft aus dem Raum von Halle. Das Nutriamaterial geht auf Zuchtmaterial des hiesigen Institutes zurück. Darüber hinaus standen von allen untersuchten Arten einige inkomplette, in den Tabellen nicht aufgeführte Schädel zur Verfügung.

Außer den Biberschädeln wurden alle Schädel nach gleicher Methode präpariert, so daß für die Gewichtsbestimmungen gleiche Voraussetzungen gegeben sind. Die Volumenbestimmung des Hirnraums war mit einigen Schwierigkeiten verbunden. Die Methode von Voss (1935), nach vorhergehender Ausparaffinierung das Hirnraumvolumen mit Wasser zu bestimmen, konnte nicht angewendet werden, weil die Schädel hinterher unbrauchbar sind und Museumsmaterial solche Behandlung nicht verträgt. Die Quecksilbermethode nach Pucek (1955) war ebenfalls nicht anzuwenden, da bei den kleinen Bisamratten- und Schermäuse Schädeln das zu schwere Quecksilber (spez. Gew. 13,5) die Siebbeinplatte durchbricht und aus der Nasenhöhle wieder austritt. Bewährt hat sich dagegen das bei anthropologischen Messungen häufig benutzte, in Zoologenkreisen aber viel zu wenig bekannte Verfahren von Molli-son (1932), das geringfügig abgeändert mit Rübensamen und einem Meßzylinder aus Glas arbeitet. Die dafür notwendige Abdichtung der Foramina lacerum aborale, orale und intersphenoidale geschah mit „Praeparatorenton“, der den Vorteil bietet, auch bei Museumsmaterial anwendbar zu sein. Er kann nach Abtrocknung, ohne Spuren zu hinterlassen, wieder entfernt werden. Die Längenmessungen wurden ausschließlich mit einer Schublehre vorgenommen. Obwohl die Condylbasallänge bei Nutria und Biber nicht die größte Schädellänge darstellt, weil besonders bei älteren Tieren der Occipitalkamm und der Proc. paramastoides die Condylen überragen, wurde sie wie üblich stets als Grundmaß angenommen. Die Hirnraumlänge wurde von den Postorbitalhöckern bis zum Hinterrand des Interparietale, die Schädelhöhe vom hinteren Alveolarrand des 1. Molars bis auf die Ebene des Postorbitalfortsatzes und die Interorbitalbreite an der schmalsten Stelle zwischen den beiden Orbitae unmittelbar vor den Proc. postorbitales gemessen. Alle übrigen Längenmaße entsprechen den bei kranio-metrischen Arbeiten üblichen Strecken.

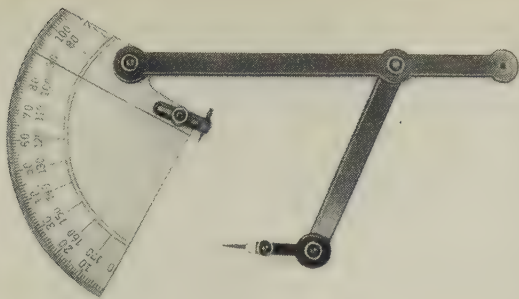


Abb. 1. Neuentwickeltes Winkelmeßgerät zur Bestimmung des Neigungswinkels des Foramen magnum

Für die Winkelstellung des Foramen magnum in Bezug auf die Längsebene (d. h. Winkel Opisthion-Basion-Prosthion) konnte ein Winkelmeßgerät entwickelt werden (vgl. Abb. 1), mit Hilfe dessen das gewünschte Maß relativ schnell abzulesen ist. Die Neigungsverhältnisse des Foramen magnum sind in der vergleichenden zoologischen Anatomie bisher nicht untersucht worden, obwohl gerade sie genauen Aufschluß über die Kopfhaltung des betreffenden Individuums geben können. Husson (1953) ist m. E. bisher der einzige, der überhaupt exakte Winkelmessungen an Nichtprimaten mitgeteilt hat. Seine Untersuchungen am Hamster (*Cricetus cr. canescens* Nehring) machen in eindrucksvoller Weise die Lücken in unseren Kenntnissen über Form, Größe, Neigung, Korrelation usw. des Hinterhauptslöches bei den Wirbeltieren deutlich. Leider hat er das von ihm benutzte Winkelmeßgerät nicht angegeben. Die gebräuchlichen Ansteck- oder Stativgoniometer der anthropologischen kranimetrischen Technik sind aus mehrfachen Gründen für den gedachten Zweck nicht zu verwenden. Das deshalb konstruierte und benutzte Gerät besteht aus 2 ungleichen, gegeneinander beweglichen Messingarmen, von denen der Größere (Länge 170 mm) gelenkig mit einer aus Plexiglas bestehenden Skala mit Kreiseinteilung von $0,5^\circ/\text{Sktl.}$ verbunden ist. Der kleinere Gerätearm (Länge 99 mm) trägt eine Stahlspitze an einem beweglichen Abnehmerarm (Länge 35 mm). Je nach Objektgröße ist der kürzere mit dem längeren Arm in 2 verschiedenen Stellungen (Abstand 45 mm) zu verbinden. Sämtliche Gelenke sind mit Gewinde, Unterscheiben aus Pertinax und Messingmuttern ausgestattet, um

ein ruhiges, gleichmäßiges Arbeiten während der Winkelabnahme und eine anschließende Fixierung des Gerätes zu gewährleisten. Dabei wird die Stahlspitze an den niedrigsten Punkt zwischen den beiden Schneidezähnen, die Skala so an die Linie Basion-Opisthion angelegt, daß der mittels einer kleinen Halterung leichter zu handhabende Drehpunkt des Skalenbogens genau am Basion zu liegen kommt. Da die Gelenke mit satter Reibung arbeiten, kann das Gerät zum nunmehrigen Ablesen des Winkels bequem auf Millimeterpapier gelegt werden.

Sämtliche Längenangaben sind in Millimetern, Volumenangaben in Kubikzentimeter und Winkelangaben in Graden der Altgrad-Einteilung angegeben. Sämtliche Längen-, Hohl- und Winkelmaßangaben sind Mittelwerte aus jeweils dreimal abgenommenen Werten.

Für die genaue funktionelle Analyse der Schädel der Wassernager wurden neben im Institut routinemäßig gehaltenen Nutria mehrere Schermäuse gekäfigt. Sie sind im Saalegebiet unterhalb der Stadt Halle gefangen und anfangs in ein Aqua-Terrarium gesetzt worden. Da sie aber bei ihrer nächtlichen Wühlarbeit stets den eingesetzten Wasserbehälter zuschütteten, quartierte ich sie in ein reines Terrarium um, dessen Erde stets feucht gehalten wurde. In einem großen Gestellaquarium wurde schließlich das Schwimm- und Tauchvermögen genau beobachtet und gefilmt.

Das Schwimm- und Grabverhalten des Bibers konnte früher schon untersucht werden (Freye, 1954), im Falle der Bisamratte stütze ich mich vor allem auf die Befunde von Müller (1953) und Eble (1955).

B. Biologisch-ökologische Kennzeichnung von Biber, Bisamratte, Schermaus und Nutria

Zum besseren Verständnis der nachfolgenden anatomischen und besonders der funktionellen Untersuchungen soll in diesem Kapitel eine knappe Kennzeichnung der heimischen Wassernager in biologisch-ökologischer Hinsicht gegeben werden.

Alle 4 Arten sind \pm an das Wasserleben angepaßte Formen, und das Leben im und am Wasser kennzeichnet — vielleicht mit Ausnahme der Schermaus — die Spezies innerhalb der Rodentia hinreichend. Entsprechend der Erkenntnis, daß in der Natur selten genug das Prinzip der Einmaligkeit und Ausschließlichkeit verwirklicht ist, verdient die Tatsache des gemeinsamen Vorkommens von 4 so typisch milieugebundenen Spezies besondere Beachtung. Zwar können unter den Nagern fast alle Arten schwimmen (vgl.

Krumbiegel, 1954), aber bei Biber, Bisamratte, Schermaus und Nutria handelt es sich um spezialisierte Formen, die einigermaßen ähnliche Lebensbedingungen verlangen und in gewisser Hinsicht somit zwangsläufig Nahrungs- und Biotopkonkurrenten sind. Trotzdem kommen sie auf engstem Raume gemeinsam vor. Hinze (1950) sah an einem Altwasser der Elbe bei Dornburg die Wohnröhren der Bisamratten unmittelbar an einem befahrenen Biberbau; nach Leighton (1933) sind auch in Nordamerika die Bisamratten häufig in enger Nachbarschaft mit den Bibern und leben teilweise sogar von deren eingeschleppten Vorräten. Im Muldegebiet bei Dessau habe ich wiederholt Schermäuse in den Biberbiotopen beobachten können, und auch aus Zuchtfarmen ausgebrochene Biberratten (*Nutria*) können sich gelegentlich dort aufhalten. Nun sind zwar *Nutria* und Bisamratte biotopfremde Neubürger im mitteleuropäischen Raum, trotzdem ist festzuhalten, daß die Jordansche Regel, nach der verwandte Arten und Gattungen mit biologisch gleichen oder ähnlichen Ansprüchen sich gegenseitig auszuschließen pflegen, für die Wassernager nicht zutrifft.

Insgesamt haben die an sich schon durch ihre Ordnungszugehörigkeit und zusätzlich noch durch ihre Anpassung an das Wasserleben, also doppelt, spezialisierten Arten einen Lebensraum erobert, der für sie eine ökologische Nische darstellt. Die Mehrzahl der sekundär ins Süßwasser gegangenen Säuger ist nichtherbivor: Schnabeltier (*Ornithorhynchus*), Schwimmbeutler (*Chironectes*), Bisamrüssler (*Desmana* und *Galemys*), Tibetische Gebirgsbach-Spitzmaus (*Nectogale*), Biberspitzmaus (*Chimarrogale*), Wasserspitzmäuse (*Neomys*, *Neosorex*), Otterspitzmaus (*Potamogale*), Wassertenreks (*Limnogale* und *Geogale*), Osborn-Genette (=Wasser-Zivette, *Osbornictis*), Otter-Zivette (*Cynogale*), Krabbenwaschbär (*Euprocyon*), Nerz (*Lutreola*), Otter (*Lutra*, *Lutrogale*, *Amblonyx*, *Aonyx*, *Pteronura*) und als primitivste Zahnwale die Flußdelphine (*Platanista*, *Inia*, *Pontoporia*, *Lipotes*). Hierher gehören schließlich auch die trotz Nagerherkunft räuberisch lebenden (!) Schwimmratten (*Hydromys*, *Crossomys*) und die Fischratte (*Ichthyomys*). Herbivor lebende Süßwasser-Säuger dagegen sind außer den 4 hier näher untersuchten Spezies nur noch das Flußpferd (*Hippopotamus*), zum Teil die Rundschwanz-Seekühe (*Trichechus*) und unter den Nagern das Wasserschwein (*Hydrochoerus*). Sie haben alle zusammen kaum natürliche Feinde in ihrem Wasser-Lebensraum; für Bisamratte und Schermaus kommt nur der Fischotter und für ihre Jungtiere gelegentlich einmal ein großer Hecht oder Wels in Frage. So ist auch zu verstehen, daß sie diese ökologische Nische voll erobert und trotz stärkster Bedrängnis durch den Menschen und seinen zivilisatorischen Einbruch in die naturgegebenen Biotope auch bis heute behauptet haben. So trifft endlich in vollem Umfang auch für sie die Waterhousische Regel zu, nach der innerhalb einer systematischen Gruppe die aquatilen Arten meist die größten sind. Im einzelnen sind sie folgendermaßen zu kennzeichnen:

Biber (*Castor fiber* L. 1758): In Deutschland nur noch in den Altwässern des pleistozänen Magdeburger Urstromtales mit den dazu gehörigen kleinen Gebieten letzter Auwald-Reste zwischen Torgau und Magdeburg. In stehenden oder langsam fließenden Gewässern mit ausreichend bewaldeten Ufern.

Baut Erdhöhlen am Ufer und „Burgen“ im flachen Wasser sowie Dämme aus Zweigen, Schlamm und Erde zur Wasserregulation.

Zweitgrößtes rezentes Nagetier, Gewicht bis 35 kg, Länge 95 + 35 cm, Höhe 30 cm. Ganzjährig dichtes Fell, massiger, nach hinten zu kräftiger werdender Rumpf („Heckantrieb“), horizontal abgeplatteter beschuppeter Schwanz („Kelle“). Im Verhältnis zum Rumpf relativ kleiner, abgeplatteter, „dreikantiger“ Kopf auf sehr kurzem Hals. Sehr kurze, innen und außen behaarte, verschließbare Ohren, hoch- und engstehende „Wasseraugen“ mit Nickhaut, deren Äpfel mit flacher Hornhaut sich nicht über Kopfniveau erheben. Hochstehende, verschließbare Nase mit behaartem Nasenspiegel. Kleine Mundspalte, Mundhöhle von Lippenbürste in einen vorderen und einen hinteren Teil getrennt, Nagefähigkeit unter Wasser. Hervorragendes Schwimm- und Tauchvermögen; Hinterextremitäten-Schwanz-Schwimmen; Schwimmtyp: Horizontal- und Vertikalschwimmer.

Bisamratte (*Ondatra zibethica* (L.) 1766): Seit 1905 in erstaunlicher zunehmender Ausbreitung begriffener Neubürger in Europa. In stehenden bis fließenden Gewässern, Teichen, Seen, Kolken, Kanälen, Be- und Entwässerungs-, Straßen-, Wiesengräben und Überschwemmungsgelände. Baut in flachen, versumpften Gewässern aus Schilf, Riedgräsern etc. „Burgen“, die denen der Biber ähnlich, wenn auch kleiner.

Größter Vertreter der Microtinae, Gewicht bis 2300 g, Länge 33 + 20 cm. Ganzjährig dichtes Fell, plumper, gedrungener Körperbau, seitlich zusammengedrückter, flacher, klein-beschuppeter Schwanz. Kurzer, breiter, dicker Kopf mit stumpfer Schnauze, kurzer Hals. Kurz behaarte, verschließbare Ohren, kleine, heraustretende Augen, verschließbare Nase mit nacktem Spiegel. Lippenbürste, Nagefähigkeit unter Wasser. Sehr gutes Schwimm- und Tauchvermögen; Hinterextremitäten-Schwanz-Schwimmen; Schwimmtyp: Horizontalschwimmer.

Scherm Maus (*Arvicola terrestris* (L.) 1758): Gern am und in der Nähe von Wasser; meidet nur größere Flüsse mit offenen, sandigen Ufern, starke Strömungen und ausgedehnte Sümpfe. Aber auch vom Wasser entfernt in guten Böden, Laubwald, Gärten vorkommend. Sehr große, verzweigte Gangsysteme und Höhlen, aber auch oberirdische kugelförmige, z. T. freischwimmende Schilf- und Grasnester.

Größter Vertreter der altweltlichen Microtinae, Gewicht bis 120 g, Länge 17 + 10 cm. Fellwechsel. Im Körperbau verkleinerte Ausgabe der Bisamratte, Schwanz drehrund, behaart. Kopf dick, rund, Nasenspiegel nackt, Augen klein, knopfartig heraustretend. Lippenbürste. Gutes Schwimmvermögen, nicht besonders gutes Tauchvermögen; Hinterextremitäten-Schwimmen; Schwimmtyp: Horizontalschwimmer.

Nutria, Sumpfbiber (*Myocastor coypus* (Molina) 1782): Ursprünglich neogaeische Verbreitung. In Deutschland mit Ausnahme einiger verwilderter Exemplare nur Farmtier. An Flüssen, Altwässern, Seen, Lagunen. Gräbt nicht sehr große Uferhöhlen, baut auch schwimmende Schilfnester. Größter Vertreter der Capromyidae, Gewicht bis 10 kg, Länge 45 + 40 cm. Fellwechsel. Plumper gedrungener Körper, drehrunder, spärlich behaarter Rattenschwanz, Kopf „vierkantig“, stumpfschnauzig, relativ lang und breit,

abgeplatteter Scheitel, mittelgroße vorstehende Augen, Ohren deutlich hervortretend. Lippenbürste. Sehr gutes Schwimmvermögen, nicht besonders gutes Tauchvermögen; Hinterextremitäten-Schwimmen; Schwimmtyp: Horizontalschwimmer.

C. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an den Schädeln von Biber, Bisamratte, Schermaus und Nutria

In seiner umfangreichen Literaturstudie unterscheidet Van der Klaauw (1948—1952) 3 Komponenten, die für den Aufbau eines Schädels verantwortlich zu machen sind:

1. Absolute individuelle Form und Größe („Eigenraum“),
2. Einflüsse der Umwelt auf Größe und Form,
3. Füllelemente (pneumatische und spongiöse Knochensubstanz) ohne spezifische Form und Größe.

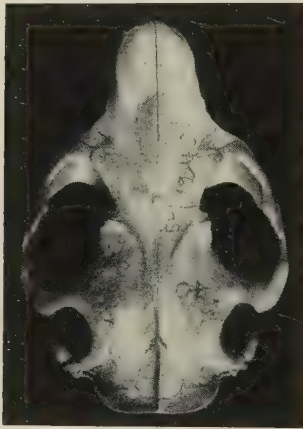
Wenn auch diese 3 Komponenten gemeinsame Glieder eines unteilbaren Ganzen sind und sich gegenseitig bedingen, so sollen sie doch getrennt behandelt werden. Im nachfolgenden Kapitel werden nur die Punkte 1 und 3 bei den Wassernagern untersucht, während die 2. Komponente dem nächsten Kapitel überlassen bleibt.

Hirn- und Gesichtsschädel liegen bei allen untersuchten Spezies annähernd in einer Ebene hintereinander. Während beim Biber die Grenze zwischen beiden ziemlich klar durch die Ausbildung der großen Canales praesphenoidales gegeben ist, trifft das für die anderen 3 Spezies nicht zu, da deren Praesphenoid-Regionen nicht grob-spongiös gestaltet sind. Das Viscerocranium ist bei Biber, Bisamratte und Schermaus fast so groß wie das Neurocranium; es schiebt sich aber bei ihnen kaudad ein Stück unter dessen vordere Partie. Beim Sumpfbiber dagegen scheint das Viscerocranium durch die weit nach vorn springenden Schneidezähne relativ etwas größer zu sein; die Verhältnisse sind hier insofern etwas abgewandelt, als es nur wenig unter den vorderen Bereich des Neurocraniums gelagert ist.

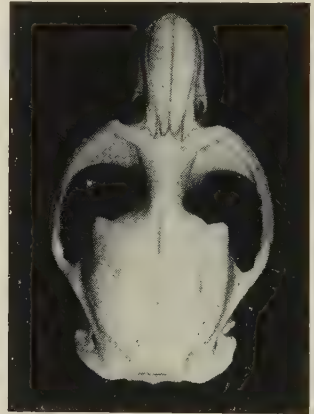
Der Huxleysche Gesichtswinkel beträgt bei der Schermaus 153°, Bisamratte 148°, Biber 146° und Nutria 136°.

Das Schädeldach des Sumpfbibers ist sehr flach und gestreckt, stärker noch als beim Biber. Bisamratte und Schermaus stehen in dieser Hinsicht zwischen den beiden Spezies. Bei ihnen kommt bei alten Tieren ein niedriger Sagittalkamm im Bereich der Interorbital-

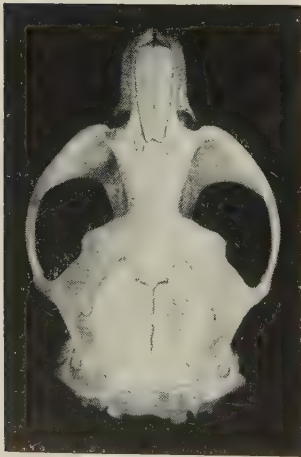
einschnürung vor, der sich nach den Nasalia zu gabelt und links und rechts in geschwungenem Bogen den anteromedialen oberen Rand der Augen-Schläfenrube bildet. Mit zunehmendem Alter entwickeln sich ferner eine wohlmarkierte Crista lambdoidea sowie Muskelkanten auf den Parietalia heraus. Im Gegensatz hierzu besitzt die Nutria nur im parietalen Schädelbereich bei alten



a



b



c



d

Abb. 2. Schädel von Biber (a), Bisamratte (b), Schermaus (c) und Nutria (d) in Norma verticalis. (Auf gleiche Größe gebracht)

kräftigen Tieren einen sehr kurzen Sagittalkamm, während im frontalen Bereich wegen der anders gearteten Konstruktionsverhältnisse überhaupt keine sagittale Knochenerhebung zu beobachten ist. Hinzu kommt bei alten Tieren eine ähnlich dem Biber weit nach kaudal ausgezogene Crista lambdoidea (vgl. Abb. 2a—d).

Die Suturen des Schädeldachs verstreichen bei *Ondatra*, *Arvicola* und *Myocastor* im Gegensatz zu *Castor* nur zum geringsten Teil. Beim Sumpfbiber geht auf frühem Jugendstadium das relativ kleine Interparietale im Verbands seiner Nachbarknochen auf und auch die Nähte des Lacrimale verschwinden bald; alle anderen Suturen bleiben erhalten. Bei der Bisamratte und Schermaus ver wächst das Lacrimale häufig mit dem Frontale, und das Interparietale verstreicht nur bei sehr alten Tieren, alle anderen Nähte sind bis in das hohe Alter hinein sichtbar. Bei *Arvicola* kommt die Tendenz der Verschmelzung beider Nasalia von kaudal nach vorn hinzu. Diese Tendenz ist bei einigen wenigen Bisamratten übrigens auch zu beobachten. An dieser Stelle könnte der Einwand gemacht werden, daß beispielsweise die Bisamratte in Mitteleuropa kaum ihr maximales Alter erreichen und dementsprechend über die Altersveränderungen der Suturen nichts Endgültiges ausgesagt werden kann. Gould und Kreeger (1948), die umfangreiches und altersmäßig sehr hoch datiertes nordamerikanisches Bisamrattenmaterial untersucht haben, machen jedoch keine in dieser Richtung liegende Angaben. Auch sie finden die Nähte bis ins hohe Alter erhalten. Bei den 4 untersuchten Spezies sind alle Nähte mit Ausnahme der Zwischenkiefer-Nasenbeinverbindung echte *Suturæ serratae*.

Die nasofrontale Naht reicht beim Biber am weitesten kaudal. Damit ist bei ihm das Nasale relativ am größten; mit Abstand folgen dann in der Reihenfolge der Größe Nutria, Bisamratte und Schermaus (vgl. Tab. 1). Obwohl die Gesamtkonfiguration von Bisamratten- und Schermausschädel sich so sehr stark gleicht, daß die Schermaus häufig als verkleinerte Bisamratte bezeichnet wird, ist *Arvicola* doch durch ein statistisch gesichertes, relativ deutlich kleineres Nasale ausgezeichnet. Daß trotzdem auch bei beiden Spezies die Nasallänge erheblichen Schwankungen unterliegt, möge Abbildung 3 für die Bisamratte demonstrieren. Während beim Biber die größte Nasaliabreite in der Mitte liegt, befindet sie sich bei den anderen drei Arten an der Spitze. Bei der Schermaus ist der Verlauf der Sutura coronaria recht variabel, früher wurden

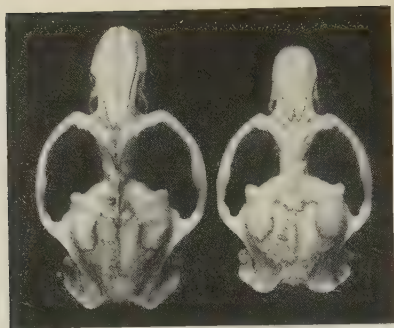


Abb. 3. Variabilität der Nasalia-Konfiguration und Nasalia-Länge bei *Ondatra zibethica* (L.)

auf Grund ihrer mannigfachen Verschiedenheiten sogar neue Arten aufgestellt (vgl. Beger, 1867). Im Gegensatz zu *Castor* und *Myocastor* berühren bei *Ondatra* und *Arvicola* die Parietalia normalerweise nicht das Supraoccipitale.

In einem Falle fand ich bei einem Biber (Nr. 7685)¹ durch Ausbildung eines unpaaren Schädelelements einen abweichenden Verlauf der Suturen. Die Parietalia treffen sich hierbei nicht in einer Sutura sagittalis, das Interparietale ist unverhältnismäßig groß und die an sich erheblichen Schwankungen unterliegende Sutura coronaria, die aber normalerweise stets kaudad konvergiert, ist im Gegenteil nasad vorgezogen. Dadurch kommt ein zusätzlicher Knochen zwischen Interparietale, Frontale und den beiden Parietalia zur Ausbildung, dessen Größe etwa einem normalen Interparietale entspricht. Er ist ungefähr rechteckig mit nach vorn ausgezogener Spitze und einer in diesem Bezirk sehr zackenreichen Naht (vgl. Abb. 4). Der regelmäßige symmetrische Bau und die besondere Größe des Elements machen es mehr als unwahrscheinlich, daß es sich hierbei um einen Nahtknochen (Wormschen Knochen = *Os suturarum*) handeln könnte. Wie man bei der Durchmusterung einer größeren Schädelserie von *Castor* feststellen kann, kommen Nahtknochen als kleine unregelmäßige, inselartige Gebilde in den meisten Suturen vor. Im vorliegenden Falle handelt es sich vielmehr um eins jener unpaaren Schädelelemente, wie sie sehr

¹ Es handelt sich hierbei um einen Biber aus Missouri. *Castor canadensis* ist jedoch keine gute Art, wie an anderer Stelle noch eingehend dargelegt wird. Es dürfte somit gerechtfertigt sein, diesen Fall hier mit aufzuführen.

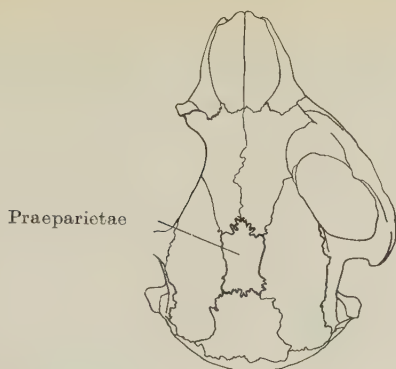
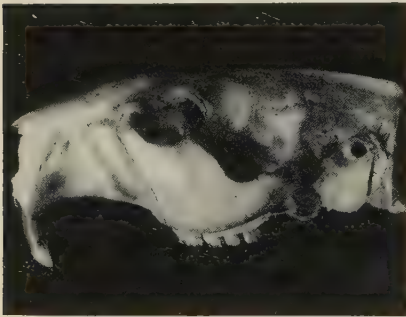


Abb. 4. Praeparietale bei einem Schädel von *Castor fiber* L., Eing.-Nr. 7685 B

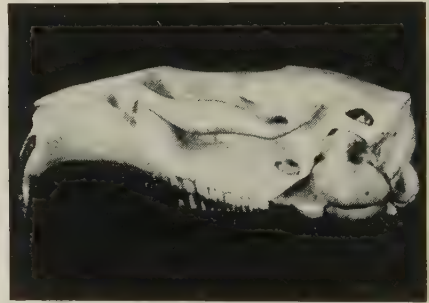
vereinzelt bei Säugern schon beobachtet wurden und bei Reptilien zum Teil als konstantes Merkmal auftreten. Bisher sind als solche beschrieben worden: Internasale, Interfrontale, Praeparietale und Praeinterparietale (vgl. Broili, 1917; Stadtmüller, 1936). Das Praeparietale nun ist interessanterweise ein regelmäßig auftretender, charakteristischer Knochen im Schädel der fossilen *Dromasauria*, *Anomodontia* und *Gorgonopsia*, Unterordnungen der säugerähnlichen *Therapsida*. Bei diesen Formen kann es geringe Dimensionen, aber auch stattliche Größe haben. Es liegt vor dem Foramen parietale, bildet dessen vordere Begrenzung oder erreicht es mit seinem hinteren Rand nicht mehr. Ein wohlausgebildetes, von den Parietalia und Frontalia begrenztes Praeparietale findet man z. B. bei der Gattung *Scymnognathus* (vgl. auch Romer, 1955). Das von mir beim Biber entdeckte unpaare Knochenelement entspricht nun in seinen Lagebeziehungen, seiner Symmetrie und vielleicht auch in seiner relativen Größe durchaus den Verhältnissen bei *Scymnognathus* und damit allgemein denen der therapsiden Reptilien. Es ist deshalb ebenfalls als Praeparietale anzusprechen. Obwohl es vor dem Interparietale liegt, ist es doch nicht mit dem Spitzenknochen (Praeinterparietale) der Equiden gleichzusetzen, da dieser weit vom Frontale getrennt bleibt. Das Auftreten eines Praeparietale in einem Falle bei *Castor fiber* ist als regressives Merkmal zu werten und dürfte insofern von Bedeutung sein, als hier zum ersten Mal bei niederen Säugern im Schädelknochen-Muster weitreichende Beziehungen zu den für die Phylogenese der Mammalia bedeutungsvollen *Therapsida* offenkundig werden.

Broili (1917) hat das Praeparietale der *Reptilia* mit dem zumeist rhomboidischen Fontanellknochen des Menschen homologisiert. Von den übrigen Mammaliern ist ein entsprechender Knochen bisher nur bei Cebiden als Frontoparietale beschrieben worden (Ficalbi, 1890; zit. nach Stadtmüller, 1936). Da mir die Originalliteratur nicht zugänglich ist, kann ich nicht entscheiden, inwieweit hier Übereinstimmungen mit meinem Befund bestehen.

In Norma lateralis fällt die Gemeinsamkeit des Profillinien-Verlaufes der untersuchten Spezies auf. Bei Biber und Nutria liegt der tiefste Punkt etwa in der Mitte der Frontalia, der höchste in der Nasofrontalnaht, bei Bisam- und Wasserratte fällt die Profilinie von der Mitte des Frontale nach vorn zu stärker ab (vgl. Abb. 5a—d). Eine weitere Gemeinsamkeit zwischen Biber und Nutria besteht in der „Überdachung“ der Schläfen- und hinteren



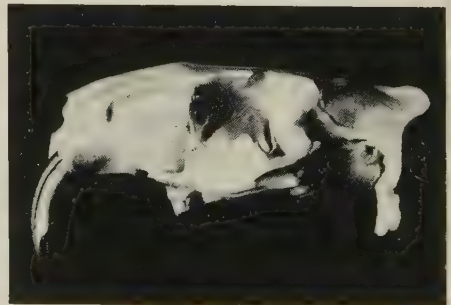
a



b



c



d

Abb. 5. Schädel von Biber (a), Bisamratte (b), Scherm Maus (c) und Nutria (d) in Norma lateralis. (Auf gleiche Größe gebracht)

Augengrube. Die Konstruktion ist allerdings bei beiden verschieden: Bei *Castor* wird die „Überdachung“ von Stirn- und Scheitelbein, bei *Myocastor* wie bei *Hydrochoerus* nur vom Stirnbein geliefert. Das Ergebnis ist aber bei beiden eine große Interorbitalbreite; sie ist beim Sumpfbiber noch weit größer ($\bar{x} = 28$) als beim Biber ($\bar{x} = 20$). Unterhalb des „Daches“ rücken allerdings die rechte und linke Schädelseitenwand recht nahe aneinander, beim Biber mehr als beim Sumpfbiber. Bei Bisamratte und Schermaus ist keine solche „Überdachung“ vorhanden, die Interorbitaleinschnürung ist sehr stark (Bisamratte $\bar{x} = 11$, Schermaus $\bar{x} = 13$; statistisch gesicherter Unterschied $P < 0,0002$). Bei alten Tieren von ihnen springt der Processus postorbitalis des Squamosum ein wenig nach vorn und überdacht einen geringen Teil der hinteren Schläfengrube. Die Verhältnisse liegen also hier wesentlich anders als bei den beiden großen untersuchten Spezies.

Die Hinterwand der Wassernagerschädel ist durch die senkrechte Nuchalfläche gekennzeichnet, die bei Biber und Nutria von einem mächtigen Genieckkamm (Crista lambdoidea) überragt wird, der bei den beiden Microtinen niemals kaudad vorspringt. Während Biber, Bisamratte und Schermaus einen relativ etwa gleichgroßen und gleichkräftigen Processus paramastoides haben, bekommt die Hinterfläche des Nutriaschädels durch die Ausbildung der extrem langen, nach latero-ventral gerichteten Drosselfortsätze und die etwa parallel verlaufenden kurzen und zugespitzten Processus laterales des Supraoccipitale ihr besonderes unverwechselbares Gepräge. Koch (1953) bezeichnet den Proc. lateralis als Proc. exoccipitalis; er hat dabei aber übersehen, daß dieser Fortsatz nicht vom Ex-, sondern vom Supraoccipitale entspringt und vom Exoccipitale deutlich getrennt ist. Die Form und Größe des Foramen magnum ist relativ großen Schwankungen unterlegen. Beim Biber ist es im Durchschnitt etwas breiter als höher, beim Sumpfbiber fast kreisförmig, bei den Wühlmausvertretern im Durchschnitt höher als breiter. Aus der Tabelle 1 wird deutlich, daß die relativen Maße mit zunehmender Körpergröße abnehmen. Van der Klaauw (1952) erklärt diese allgemein im Wirbeltierreich auftretende Tendenz mit der relativen Querschnitts-Massenzunahme beim Übergang vom Myelencephalon in die Medulla spinalis. Interessanterweise unterliegt nun nach meinen Untersuchungen auch der relative Wert des Neigungswinkels vom Foramen magnum einer ähnlichen Gesetzmäßigkeit: bei den kleineren Formen ist er am größten und

umgekehrt. Die abweichende Größe des reellen Winkels bei *Myocastor* kann dann nur funktionell erklärt werden (vgl. Kap. D).

Hofer macht 1954 für die Lageverhältnisse des Foramen magnum bei den Primaten 3 Faktoren verantwortlich, die untereinander phylogenetisch nicht korreliert sein sollen: 1. die relative Länge der postsellären Basis zur Hirnschädellänge, 2. die Lage des Opisthion und der Occipitalwand zur hinteren Basis und 3. die Größe des Planum nuchale. An dem von mir untersuchten Rodentiamaterial kann ich die von Hofer bei Primaten gefundene Variabilität der postfossären (= -sellären) Basislänge bestätigen. Abhängig davon ist der zwischen den Condylen befindliche ventrale Foramenrand verschieden stark ausgeschnitten, wodurch gleichzeitig die Lage des Basion verändert wird. Die Länge der hinteren Basis wird dabei m. E. wesentlich von der Konfiguration der Hinterhauptscondylen beeinflusst. Das Planum nuchale andererseits wird in seiner Ausbildung (Größe, Neigung, Ausdehnung, Reliefentwicklung) sowohl von „Innenfaktoren“ als auch von „Außenfaktoren“ bestimmt: Das Kleinhirn und die Hinterhaupts-muskulatur formen es gleichermaßen. Abhängig davon ist in jedem Falle die Lage des Opisthion. Ich vermag deshalb auch der von Hofer (1954) vorgenommenen Aufzählung des 2. und 3. Punktes als getrennte Faktoren für die Bestimmung der Lageverhältnisse des Foramen magnum bei dem von mir untersuchten Material nicht zu folgen. Unberührt davon bleibt selbstverständlich die wichtige Erkenntnis, „daß die Lage des Basion und die des Opisthion im Laufe evolutiver Veränderungen voneinander unabhängig sein können“. Diese Unabhängigkeit hat nun allerdings ihre Grenzen: Der senkrechte Abstand beider Punkte des Foramen magnum liegt in relativ engen Grenzen, er korreliert nicht mit der Schädelgröße und scheint im wesentlichen von der Medulla oblongata bestimmt zu sein. Mit dem bisher untersuchten Material ist diese Frage jedoch nicht zu lösen.

Bei einem Bisamrattenschädel (56/729) brachte das Winkelmaß der Stellung der Foramen-magnum-Fläche in bezug auf die Basis-ebene einen völlig abweichenden Wert ($118,5^\circ$; $\bar{x} = 104,2^\circ$). Eine daraufhin vorgenommene genauere Untersuchung der äußeren Oberfläche des Hinterhauptbeines in der Umgebung des For. occ. m. ergab einen äußerst überraschenden und nicht erwartenden Befund. Im betreffenden Fall ist die Höhe des Hinterhauptloches niedriger als normal und damit hat sich die Konfiguration der

gesamten Fläche geändert. Ihr dorsaler Rand ragt weiter kaudad als üblich und ist nach ventro-kaudal abgeschrägt. $1\frac{1}{2}$ mm oberhalb dieses Randes findet sich ein unregelmäßiger $\frac{1}{2}$ –1 mm breiter Spalt, der in etwa den dorsalen Umriß der normalen Fläche des Foramen angibt. Infolge dieses dorsalen Spaltes bekommt der dorsale Foramenrand Spangencharakter und die ganze Region das Aussehen eines atlasähnlichen Wirbels (vgl. Abb. 6).

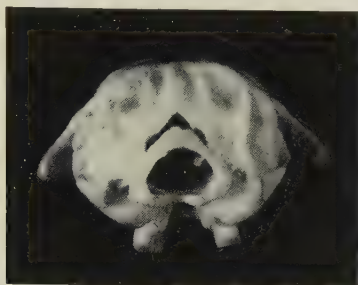


Abb. 6. Assimilatio atlantis bei einem Schädel von *Ondatra zibethica* (L.),
Eingangs-Nr. 56/729

Diese Feststellung führt zu einem der brennendsten Probleme der vergleichenden Anatomie des Wirbeltierkopfes in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts und um die Jahrhundertwende. 1864 wurde es mit der vernichtenden Kritik Huxleys an der Goethe-Okenschen Wirbeltheorie des Schädels in ein neues Licht gerückt, es hat aber auch heute für die moderne Behandlung des Kopfproblems noch nicht an Aktualität verloren. Wir wissen heute, daß die Kopf-Rumpf-Grenze sich in der Phylogenese bei den Wirbeltieren weiter kaudad verschoben hat. Besonders durch die Untersuchungen von Froriep und Veit ist dies weiterhin deutlich geworden (vgl. Veit, 1947), daß in der Ontogenese des Wirbeltierkörpers von Anfang an zwei getrennte embryologische Prozesse ablaufen. Sie werden als Kephalogenese (Kopfbildung) und Notogenese (Rumpfbildung) bezeichnet (Hubrecht, 1909; vgl. in diesem Zusammenhang auch die neueren Anschauungen von Swetlow, 1957), und durch sie kommt es, von zwei großen Differenzierungszentren ausgehend, zur Ausbildung der typischen Vertebraten-Organisation. Von beiden Zentren läuft die Differenzierungsrichtung aufeinander zu, so daß im Grenzgebiet mannigfache Ab- und Umbauprozesse,

zahlreiche Verwerfungen sowie Überschneidungen der Differenzierungsfelder auftreten. „Die gleichen Kräfte, welche in der Ontogenese wirksam sind, haben auch die Entstehung des Wirbeltierkopfes bedingt“ (Starck, 1955). Wenn auch auf Grund dieser Erkenntnisse die Entwicklungsphysiologie die wesentlichsten Beiträge zur Klärung des Kopfproblems zu leisten hat, so muß doch andererseits die vergleichende Anatomie jeden auffälligen, von der Norm abweichenden Befund, der eine Manifestation der durch die Differenzierungsfelder hervorgerufenen Verwerfungen in der Kopf-Rumpf-Grenze darstellt, sorgfältig analysieren und daran das vorhandene Theoriengebäude prüfen.¹ Freilich sind wir hier nur auf Zufallsfunde angewiesen, aber mit der zahlenmäßigen Vergrößerung des untersuchten Materials besteht die Wahrscheinlichkeit, daß die Zahl dieser seltenen, wichtigen anatomischen Dokumente wächst.

In der vergleichenden Anatomie sind nun zwei Ergebnisse solcher Überschneidungen der Differenzierungszonen im Bereich der kranio-cervicalen Grenze an postembryonalem Material bekannt geworden:

1. Das reliefartige Heraustreten des letzten in den Schädel mit einbezogenen Segmentes, das von Albrecht 1880 als letzter Occipitalwirbel oder Proatlas bezeichnet wird, und 2. das Gegenteil davon — die Verschmelzung des Atlas mit dem Schädel.

Eine Assimilatio atlantis ist vom Menschen in mehreren hundert Fällen, bei Säugern dagegen bisher nur vom Hundskopfgleitflieger (*Cynocephalus*, Dermaptera), Wolfshund, von der weißen Maus und der Ringelrobbe (*Phoca hispida* Schreber) bekannt geworden (vgl. Bystrow, 1934; dort auch weitere Literatur). Die Charakteristika solcher Atlas-Assimilation sind das Auftreten der Facies articulares caudales atlantis am Hinterhauptsbein, Spaltung des dorsalen Atlasbogens und beginnende Reduktion bis zur Verschmelzung mit dem Rande des Hinterhauptloches, später auch Verschmelzung des ventralen Bogens mit dem Basioccipitale, sehr häufig Asymmetrie des assimilierten Atlas. Der vollständig verschmolzene Atlas schließlich zeigt in der Umgebung des Foramen magnum Relieferscheinungen, die nach Bolk (1906) jenen des sich manifestierenden Proatlas ähnlich sind. Wie die Sacralisatio vertebrae lumbalis

¹ Pearson (1902) betont in seinen Angriffen gegen die Vertreter der Diskontinuität in der Evolutionslehre (Bateson, de Vries u. a.), daß solchen einzelnen Fällen gelegentlicher morphologischer Abweichungen kein evolutiver Wert beigemessen werden kann.

quinti ist die Assimilatio atlantis eine progressive Varietät (vgl. Bystrow, 1931).

Eine Manifestatio proatlantis ist vom Menschen weit weniger bekannt geworden (vgl. in letzter Zeit Tischendorf, 1955). Sie ist von sämtlichen Krokodilen, den Chamaeleonidae, der Schildkröte *Platypeltis spinifer* (Baur, 1895; heute *Amyda ferox agassizii* [Baur], vgl. Mertens und Wermuth, 1955) und der Brückenechse (*Sphenodon spec.?*) beschrieben. Bei Säugern ist sie bisher immer nur in zum Teil sehr geringem Umfang nachgewiesen, und zwar beim Igel (*Erinaceus europaeus* L.), Iltis (*Mustela putorius* L.) und bei einigen Robben der Gattung *Phoca* (Bystrow, 1933; Sauser, 1933). Kollmann (1905) ist der Meinung, daß beim Menschen offenbar „die meisten Varianten, die vom Occiput in der Nähe des Foramen magnum erwähnt werden, mit einer Assimilation des Atlas nichts zu tun“ haben. Sie könnten viel eher „mit der teilweisen Hyperentwicklung eines postotischen Urvirbels in Zusammenhang gebracht werden“. Als Charakteristika solcher Manifestationen des Occipitalwirbels nennt er (1907) das Vorhandensein der Condyli occipitales, Auftreten eines Condylus tertius (C. odontoides), deutliche Labia foraminis magni, ebenfalls Spaltung des dorsalen Wirbelbogens, bei Homo Incisura marginalis posterior (aboralis, beim Säuger dorsalis), Verdopplung des Canalis nervi hypoglossi, Reste der Massae laterales neben und mit den normalen Condyli occipitales. Wie die Lumbalisatio vertebrae sacralis primi ist die Manifestatio proatlantis eine regressive Varietät (Bystrow, 1931).

Die bei der betreffenden Bisamratte gefundenen anatomischen Veränderungen der Hinterhauptsfläche sind außergewöhnlich und lassen sich schematisch weder in die Gruppe der Manifestatio proatlantis noch in die der Assimilatio atlantis einordnen. Gegen beides spricht der wohlkonfigurierte dorsale Bogen, der ja überhaupt erst auf eine bedeutende anatomische Veränderung aufmerksam macht. Es ist mir aus der Literatur weder bei der Atlasassimilation noch bei der Manifestation des Occipitalwirbels ein Fall bekannt, bei dem der dorsale Bogen so wohl erhalten ist und sich so deutlich vom Occipitale abhebt wie bei dem von mir untersuchten Exemplar. Es wird im Gegenteil fast einstimmig immer auf den gespaltenen Charakter des dorsalen Bogens hingewiesen. Als Gegenargumente gegen eine Verwachsung des Atlas sind die völlig erhaltenen und fast normal geformten Condyli occipitales, das normal

ausgebildete Basioccipitale und die völlige Symmetrie der Abnormalität anzusprechen. Als Gegenargumente gegen ein Heraustreten des Proatlas können die völlig normal ausgebildeten Foramina nervi hypoglossi, das Fehlen jeglicher Massae laterales, der Incisura marginalis ventralis und eines Condylus tertius sowie auch die Tatsache gewertet werden, daß nicht die geringste Andeutung eines Ventralbogens (Hypochordale) zu beobachten ist. Für eine Assimilatio kann die Höhe des dorsalen Bogens, die genau der eines normalen Atlas entspricht, sowie die ein wenig geringere Umschlagung der Condyli latero-dorsad, wodurch sie hier ein wenig gestielt aussehen, angeführt werden. Für eine Manifestatio schließlich spricht das Vorhandensein der Condyli occipitales. Funktionell ist im Verband mit einem normalen Atlas die Sagittalflexion des Schädels noch dorsal etwas eingeengt, die normale Kopfhaltung ist aber nicht behindert.

Leider fehlt von dem betreffenden Exemplar die Halswirbelsäule; die Besonderheit des Schädels ist erst nach der Herstellung des Rohskelettes und der durchlaufenden Winkelmessungen entdeckt worden. Die Entscheidung würde dann vermutlich leichter fallen. Wenn ich trotzdem mehr zu der Ansicht neige, daß es sich um eine Assimilatio, wenn auch eine besonderer Art, handeln könnte, dann geschieht das aus der Vorstellung heraus, daß eine regressive Varietät, wie es die Manifestatio darstellt, kaum zu einer derart wohlgebildeten Dorsalspange ohne Andeutung seines ventralen Bereiches führen kann. Diese Art von Regressivität dürfte angesichts der bisherigen Befunde, nach denen beim Proatlas häufiger und besser diejenigen Teile zum Ausdruck gelangen, die sich beim Atlas im Laufe seiner Assimilation zuallerletzt mit dem Os occipitale verbinden — nämlich die ventralen Spangen —, fast auszuschließen sein.

Die Condyli occipitales haben nur wenig systematischen Einfluß auf die Architektur des Hinterschädels. Ihre wechselnde Ausbildung ist aber von funktionellem Interesse; ein Vergleich der Hinterhauptshöcker der Wassernager soll deshalb auch erst im nächsten Kapitel erfolgen.

Die Basisverhältnisse erheischen eine gesonderte und ausführliche Analyse, weil gerade sie bei den modernen Untersuchungen über den Formwandel des Schädels eine zentrale Bedeutung bekommen haben (vgl. van der Klaauw, 1948/52; Hofer, 1952;

Kummer, 1952; Lang, 1952; Starck, 1952, 1953). Um die Strukturveränderungen (besonders Hebungen und Senkungen von Hirn- und Gesichtsschädel) im Rahmen des Gestaltwandelproblems erfassen zu können, müssen Bezugskonstanten herausgearbeitet werden, deren relative Konstanz davon abzuleitende Aussagen ermöglicht. Es ist hier nicht der Ort, den historischen Verlauf der Bemühungen um die Aufstellung solcher Konstanten aufzuzeigen. Es sei nur daran erinnert, daß sowohl anatomische (Gaumenhorizontale, Ebene der äußeren Bogengänge, Nackenbeuge des Nervenrohres, Schädelbasis) als auch funktionelle (Normalhaltung, Tragweise des Kopfes) Bezugseinheiten in den Mittelpunkt der Untersuchungen gestellt wurden (vgl. Selenka, 1898, 1899; Leche, 1912; Lebedkin, 1924; Dabelow, 1931; de Beer, 1947; Hofer, 1953, u. a.). Ein bedeutsamer Fortschritt innerhalb dieses Fragenkreises war die Erarbeitung von Knickungstypen der Schädel bei Vögeln und Säugern durch Hofer (1952), der durch klare begriffliche Unterscheidung und terminologische Straffheit neue Erkenntniswege eröffnete. Unter Ausschluß des Ethmoid wurde die Schädelbasis auf das Basioccipitale, Basisphenoid, Praesphenoid (evtl. auch Parasphenoid), d. h. die Schädelbasis im engeren Sinne von Virchow (1857), beschränkt und als das relativ konservativste Schädelelement aufgefaßt. Die Begründung hierfür kann darin gesehen werden, daß diese Basis die knöcherne Unterlage für das Stammhirn abgibt und von ihm modelliert wird. Das Stammhirn seinerseits muß nämlich als relativ konservativster Hirnabschnitt angesehen werden. Zur Erläuterung der in diesem Zusammenhang erstmals an Nagermaterial erhobenen Befunde sowie zur Klärung einiger bisher übersehener Verhältnisse sei es erlaubt, die von Hofer (1952) aufgestellten Typen hier kurz gegenüberzustellen. Hofer unterscheidet:

1. Orthokranialie: Der Gesichtsschädel liegt „in direkter Verlängerung des Hirnschädels, diesem vorgebaut“. Das Gehirn ist gestreckt im Cavum cranii. „Die Hinterhauptsfläche zeigt in entgegengesetzter Richtung wie die Nasenöffnung des Schädels und steht sehr häufig nahezu lotrecht auf den Okzipitalabschnitt der Pars cranii ... Die Schädelbasis ist eine dünne, nur wenig Spongiosa aufweisende Knochenplatte“ und hat praesellär (= praefossär bei den Rodentia) höchstens geringe Stufungen, postsellär (= postfossär bei den Rodentia) häufig mäßige Lordosen. Die Basis weist keine die Schädelform beeinflussende Knickungen (Kyphosen, Lordosen) auf, und auch ein praebasialer Knick, der für die Kieferstellung verantwortlich ist, fehlt. Ihre pharyngeale Fläche kann im Bereich des Praesphenoids eine leichte Ventralkrümmung zeigen. „In ganz reiner Form tritt der orthokraniale

Typus nur selten auf ..., da er ein primitiver Zustand ist, aus dem neue Spezialisationsrichtungen herausgebildet werden.“

2. Klinorhynchie: Der orthokraniale Schädel erfährt eine Ventralknickung, Deklination. Die Deklination des Oberkiefers kann auch durch gleichmäßige Krümmung erfolgen. Der Hirnschädel bleibt unverändert. Der harte Gaumen schließt zur Schädelbasis einen nach rostro-ventral offenen spitzen Winkel ein.

3. Airorhynchie: Der orthokraniale Schädel erfährt eine Dorsalknickung, Elevation, mit Sicherheit nur am sagittaldurchschnittenen Schädel nachzuweisen. Der Hirnschädel bleibt unverändert. Der harte Gaumen schließt zur Schädelbasis einen nach rostro-dorsal offenen spitzen Winkel ein. Airorhynchie ist nicht gleichbedeutend mit Mopsköpfigkeit, sie ist „eine übersteigerte Orthokranialie“.

4. Airencephalie: Der Oberkiefer ist nicht oder nur gering dekliniert. Der Hirnschädel hat sich erhoben, das For. occ. m. zeigt zunehmend ventral. Da die Pharyngealfläche relativ unverändert bleibt, erfolgt von der Basis her eine Spongiosafüllung des „toten Raumes“. Der airencephale Schädel kann von dem primitiv orthokranialen abgeleitet werden.

5. Klinokranialie: Neben einem elevierten Hirnschädel ist der Gesichtschädel dekliniert. Hier liegt also eine Kombination zwischen klinorhynchen und airencephalen Merkmalen vor.

Selenka (1898) nannte bei seinen Untersuchungen am Orangschädel eine mehr oder weniger starke Aufwärtsbiegung des ganzen Schnauzenteils (l. c. p. 43) simognath, eine Abwärtsbiegung katantognath und parallel zur deutschen Horizontalebene liegende Kiefer dolichognath. Hofer will die Simognathie und Katantognathie nur auf Krümmungen der Kieferspitze beschränkt wissen, wie sie tatsächlich als individuelle Altersvariationen beim Orang auftreten.

Der orthokraniale und der klinorhynche Schädeltyp sind bei Mammaliern am verbreitetsten. Der airencephale Typ ist für Säuger bisher noch nicht nachgewiesen, bei Vögeln dagegen, z. B. bei *Striges* und *Accipitres*, vorhanden.¹ Der airorhynche Typus ist von *Phascolarctos*, *Megaladapis* und *Pongo*, der klinokraniale Typus schließlich von *Tarsius* und *Daubentonia* bekannt. Hofer (1952, 1953) nimmt an, daß die Orthokranialie „bei Säugern sicher primitiv“ ist, Starck (1953) neigt dagegen zu der Ansicht: „Phylo-

¹ Im Laufe einer vergleichsweisen Durchsicht von Arten mit besonderen Spezialanpassungen glaube ich, den airencephalen Typ mit leichter Katantognathie für *Choloepus didactylus* festgestellt zu haben. Ich denke, darüber gesondert zu berichten.

genetisch primitiv ist für Säugetiere eine mäßige Klinorhynchie. Ausgesprochene Orthokranialie ist sekundär.“

Unter Berücksichtigung der Schwierigkeiten und der sich im Laufe der neueren Erkenntnisse sich wandelnden Anschauungen der methodischen Bestimmung (vgl. Freye, 1959, hier auch Abbildungen der Paramedianschnitte der Wassernagerschädel) ist der Biberschädel als orthokranial bis schwach klinorhynch (12°) zu bezeichnen. Der Paramedianschnitt von *Castor* zeigt weiter eine auffällig gestreckte Schädeldecke und einen langen bis unter das Basisphenoid ausgezogenen harten Gaumen. Das Foramen magnum steht fast senkrecht auf der Basis, der Winkel Opisthion-Basion-Basislinie beträgt etwa 94° .

Der Paramedianschnitt des Sumpfbiber-Schädels weist ähnliche Verhältnisse auf. Auch hier ist die tribasillare Achse knickungsfrei. Die pharyngeale Fläche des Basioccipitale ist leicht kyphotisch gekrümmt. Das ist mit ein Grund, weshalb die pharyngeale Sphenoidfläche vorrangig beachtet wurde. Der Sphenoidkomplex ist kompakt und nasad gleichmäßig verdickt, praefossär schon erhebt sich die cerebrale Basisfläche. Im Zusammenhang damit dürfte die größere Neigung des Foramen magnum stehen (Winkel Opisthion-Basion-Basis etwa 65°). Da aber die Hirnverhältnisse der Wassernager, die für die Beurteilung der Basistypologie von Bedeutung sind, im Rahmen dieser Abhandlung nicht dargestellt werden, sondern einer weiteren Veröffentlichung vorbehalten bleiben sollen, mag dieses Problem hier nicht weiter verfolgt sein. Der Kiefer des Sumpfbibers ist wie bei *Castor* mäßig dekliniert (10°), die Schädeldecke ebenfalls auffällig gestreckt, eine sanfte Einbiegung befindet sich allerdings in der Mitte der Frontalia. Der harte Gaumen reicht nur bis unter das Praesphenoid.

Bei der Bisamratte ist der Kiefer ebenfalls nur sehr schwach dekliniert (10°), die Hinterhauptsfläche steht senkrecht auf der knickungsfreien Basis (88°), das Schädeldach ist auch gestreckt wie bei den beiden großen Wassernagern, nur von der Hinterhauptsfläche steigt es anfangs gerundet auf. Der harte Gaumen verläuft ebenfalls bis unter das Praesphenoid. Bei der Schermaus schließlich haben wir fast reine Orthokranialie vor uns. Der Winkel Schädelbasis — harter Gaumen ist kleiner als 10° , der Winkel Opisthion-Basion-Basis beträgt 98° . Im übrigen besteht große Ähnlichkeit mit der Bisamratte. Zusammenfassend können wir in der Reihenfolge Biber — Nutria — Bisamratte — Schermaus mäßige Klinorhyn-

chie bis angenäherte Orthokranialie feststellen. Bei den großen Arten ist die Deklination des Kieferschädels also geringfügig größer als bei den kleineren Arten. Zur vergleichenden Beurteilung der Frage, inwieweit bei der Kieferstellung taxonomisch typische oder abgewandelte Merkmale vorliegen, wurden noch weitere Nagetiere verglichen (*Lepus*, *Oryctolagus*, *Aplodontia*, *Sciurus*, *Citellus*, *Marmota*, *Cricetus*, *Lagurus*, *Rattus*, *Hystrix* und *Cavia*). Dabei zeigt sich, daß mit Ausnahme des Hamsters bei allen untersuchten Arten mehr oder minder starke Klinorhynchie herrscht, bei den grabenden Formen weniger als bei den Nichtgräbern. *Cricetus* weist bei schwach gewölbter Schädeldecke Orthokranialie auf mit deutlicher Katantognathie. Auf die sich hier anknüpfenden funktionellen Bezogenheiten der Schädeltypformen soll im letzten Kapitel hingewiesen werden. Interessant ist schließlich in diesem Zusammenhang eine Untersuchung derjenigen Arten, die zwar systematisch außerhalb der Glires stehen, aber doch ein typisches Nagegebiß entwickelt haben. So besitzt der metatherische Wombat (*Phascolomys* spec.) einen klinorhynchen Schädel mit gestreckter Decke, ein Känguruh (*Macropus* spec.) dagegen bei gewölbter Schädeldecke eine sehr viel stärker ausgeprägte Klinorhynchie. Das von Starck (1953) untersuchte lemuriforme Fingertier (*Daubentonia*) hat einen kugeligen Schädel mit typischem Nagegebiß, der infolge Deklination der Kieferpartie und Elevation des Gehirns als klinokranial bezeichnet werden muß und der durch seine Pneumatisation im Frontalbereich sowie seine sehr stark gewölbte Schädeldecke im Paramedianschnitt sehr an den Schädel von *Hystrix* erinnert.

Die Schädelhöhlen aller untersuchten Wassernager sind wie beim Biber dreigeteilt und auf gleicher Höhe über der tribasilarischen Achse, nicht terrassenförmig, hintereinander angeordnet. Ein knöchernes Tentorium ist mehr oder minder groß bei allen Spezies zwischen der Fossa cerebellaris und der Fossa cerebralis entwickelt. Die Fossa olfactoria ist nicht sehr geräumig, aber tubusförmig ausgezogen. Bei Biber und Nutria werden durch eine wohlausgebildete Crista galli jeweils zwei „Bulbuskammern“ im Sinne Starcks angedeutet. Bei Bisamratte und Schermaus fehlt eine Crista und demgemäß auch eine Unterteilung der tubusförmigen Riechgrube. Die Siebbeinplatte bildet mit der Basis folgenden Huxleyschen Siebbeinwinkel: Bisamratte 152°, Nutria 142°, Schermaus 136°, Biber 128°.

Die Nasenhöhle der Microtinenvetreter ist wie beim Biber in der Längsrichtung nicht sehr ausgedehnt und macht nicht die Hälfte der betreffenden Condylolasallänge aus. Die des Sumpfbibers dagegen ist länger als die halbe Condylolasallänge. Das Siebeinlabyrinth aller Wassernager setzt sich aus 4 Endoturbinalia mit fünf Riechwülsten zusammen, die Basallamella des zweiten Endoturbinalia hat sich gespalten (vgl. Paulli, 1900). Der Biber hat 3, die Microtinen 2 und der Sumpfbiber 1 Ektoturbinalia. Der mit der Nasenhöhle in Kommunikation stehende Sinus frontomaxillaris ist bei *Castor* und *Myocastor* annähernd gleich gestaltet, bei *Arvicola* und *Ondatra* habe ich keine Andeutung davon finden können. Hier fehlen pneumatische Höhlen offenbar vollständig. Hinsichtlich der Konfiguration der Ossa turbinata unterscheidet sich die Nutria insofern wiederum von den heimischen Wassernagern, als das dorsale Nasoturbinalia bei ihr relativ größer ist als bei den übrigen Vertretern. Dafür ist ihr Maxilloturbinalia relativ kleiner und weit weniger gefaltet.

Hinsichtlich der Foraminaverhältnisse besteht der wesentlichste Unterschied zwischen den Schädeln der heimischen Wassernager in der verschieden großen Ausbildung des Foramen infraorbitale. Wie schon Giebel (1857) erkannte, hat die bei den Rodentia wechselnde Größe des Foramens konstanten Familiencharakter. Bei den zur Untersuchung herangezogenen Spezies liegt es im Ursprung des Oberkiefer-Jochfortsatzes und dient mit Ausnahme von *Castor* einem Teil des Masseters zum Durchgang. Bei Bisamratte und Schermaus hat es wie bei vielen Myomorphen birnenförmige Konfiguration und verschmälert sich am Grunde zu einer Infraorbitalrinne. Bei der Nutria findet man eine große dreiseitige Masseteröffnung ohne jede Andeutung eines Infraorbitalkanals; die dorsale Knochenspange ist schmal. Bei Biber und Sumpfbiber ist ferner die auffällige Größe der hinteren und vorderen Abteilung des Spaltes zwischen occipitalem und parietalem Segment (For. lacerum orale et aborale) besonders beachtenswert. Das For. lac. orale nimmt bei ihnen stets das For. ovale und die Fiss. petro-tympanica im weiteren Sinne auf. Auch der Spalt zwischen Ali- und Orbitosphenoid (For. intersphenoidale) ist von bemerkenswerter Größe und in ihm geht häufig, aber nicht konstant, ein selbständiges For. rotundum verloren. Die lichte Weite dieser drei Foramina ist größer als sie für den Durchtritt der Nerven und Blutgefäße benötigt wird und kann deshalb nur als ein besonderes funktionelles Konstruktionsmerkmal

gewertet werden (vgl. Kap. D). Bei den beiden untersuchten Microtinen sind die Foramina relativ wesentlich kleiner, nicht größer als bei den übrigen Cricetiden auch, und das For. ovale ist stets selbständig. Im Gegensatz zu den anderen beiden heimischen Wassernagern findet man bei ihnen dafür ein sehr großes Foramen subquamosum, das zum Teil noch von der Felsenbeinpyramide unterlegt ist. Am Unterkiefer sind zwei Öffnungen von taxonomischer Bedeutung. Das Foramen mandibulae auf der medialen Seite des Ramus mandibulae ist bei allen Formen die langgebogene Eingangsöffnung des Mandibularkanals. Bei den Microtinen und *Castor* sitzt sie hoch über der Zahnreihe auf der medialen Basis des Processus articularis, bei *Myocastor* wie bei den meisten Hystricomorphen weit niedriger in Höhe der Zahnreihe. Die vordere Öffnung des Canalis mandibulae, das Foramen mentale, befindet sich bei *Castor*, *Ondatra* und *Arvicola* auf der lateralen Seite des Corpus mandibulae unterhalb des tiefsten Punktes des Margo interalveolaris. *Myocastor* dagegen hat überhaupt kein Foramen mentale, bei *Hydrochoerus* und *Hystrix* finde ich es aber gut ausgebildet.

Der harte Gaumen im weiteren Sinne setzt sich aus dem diastemalen und dem eigentlichen Gaumendach zusammen (vgl. Abb. 7a bis 7d). Die Diastemalänge von *Myocastor* weicht mit 29 % der Condylbasallänge im Mittel von der der anderen Spezies ab, die im Mittel 33–34,5 % aufzeigen (vgl. Tab. 1). Infolge dieser geringeren Länge steht das Hinterende der oberen Schneidezahnalveole nicht wie bei Biber, Bisamratte und Schermaus vor, sondern über dem ersten Backenzahn. Die anders geartete Konstruktion entspricht hier nicht dem Modus der Hystricomorphen — bei *Hystrix*, *Hydrochoerus* und *Cavia* finde ich das Alveolenhinterende der Incisivi ebenfalls vor der Backenzahnreihe —, sie ist vielmehr eine Eigenwerbung. Ihr entspricht die Stellung der Foramina incisiva. Beide zusammen haben beim Sumpfbiber Birnenform, das abgerundete breite Ende liegt direkt vor den Backenzähnen; Form und Lage erinnern sehr an *Hydrochoerus*. Die Foramina incisiva der Microtinen sind schmal, beidseitig spitz auslaufend und liegen in der kaudalen Hälfte des diastemalen Gaumens. Ihre vordere Begrenzung befindet sich innerhalb der Subfamilie am weitesten kaudad. Darin stimmen sie nach Quay (1954) mit *Ellobius*, *Microtus richardsoni* Dekay, *Lagurus* und *Neofiber*, sämtlich grabende oder aquatile Microtinae, überein. Quay versucht diesen Befund mit der relativen Rückwärtsverlagerung des naso-palatinen Ganges bei diesen Formen zu



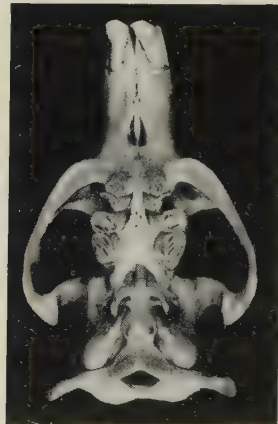
a



b



c



d

Abb. 7. Schädel von Biber (a), Bisamratte (b), Schermaus (c) und Nutria (d) in Norma basilaris. (Auf gleiche Größe gebracht)

erklären. Beim Biber liegen die Foramina incisiva inmitten des diastemalen Gaumendaches. Bei ihm ist der praemaxillare Anteil des Foramen weitaus größer als der maxillare, bei den anderen Wassernagern ist das Verhältnis fast 1:1.

Der knöcherne Gaumen im engeren Sinne ist entsprechend der Zahnstellungen im Umriß trapezförmig bis dreieckig bei Biber und Nutria, fast rechteckig bei den Wühlmausvertretern. Schon

Martin (1835) hat beobachtet, daß das Os palatinum beim Biber auf der Höhe des hinteren Randes „of the first molar“ (gemeint kann nur der Praemolar sein) beginnt, während es beim Sumpfbiber mit seiner vorderen Begrenzung bis auf die Höhe des hinteren Randes „of the third molar“ (gemeint ist der zweite Molar) reicht. Als Ergänzung kann hier hinzugefügt werden, daß sich bei Bisamratte und Schermaus die vordere Gaumenbeinnaht in Höhe der Mitte vom ersten Molar befindet. Der kaudale Rand des harten Gaumens liegt nach meinen Erhebungen bei *Castor* und *Myocastor* hinter den Zahnreihen, bei den anderen beiden auf der Höhe des letzten Molars. Da er beim Biber am wenigsten ausgeschnitten ist, zeigt auch bei ihm der Ductus naso-pharyngeus die größte Länge.

Das Kiefergelenk ist bei keinem untersuchten Wassernager besonders spezialisiert. Die Gelenkfläche ist bei ihnen flach gebaut, bei den Wühlmausarten mehr lang als breit, beim Biber umgekehrt, der Sumpfbiber nimmt eine Mittelstellung ein. Die laterale Begrenzung der Facies articularis geschieht bei Bisamratte und Schermaus durch eine besondere kleine Leiste des Processus zygomaticus des Squamosum, der damit allein die Gelenkgrube bildet, bei den beiden großen Wassernagern (wie auch bei *Hydrochoerus*) dagegen durch das aboral verbreiterte und abgestützte Hinterende des Jochbeins. Diese gleiche Konstruktion ist insofern bemerkenswert, als der Biber im Gegensatz zur *Nutria* ein sehr primitives Os zygomaticum hat, das noch vom Tränenbein bis zur Articulatio squamosodentalis reicht. Bei den anderen Formen ist das Jochbein durch einen langen Processus zygomaticus ossis maxillaris vom Os lacrimale getrennt, bei den Microtinen, wie eben ausgeführt, aboral auch von der Facies articularis. Die Neigung der Gelenkflächen zur Gaumenebene beträgt bei Biber 25° , *Nutria* 30° ; bei Bisamratte und Schermaus ist keine Neigung festzustellen. Die Konvergenz der Facies articulares zur Medianen beläuft sich auf etwa 87° bei *Castor*, 85° bei *Arvicola*, 83° bei *Ondatra* und 80° bei *Myocastor*, diese Werte sind nur Näherungswerte.

Der Unterkiefer von *Castor*, *Ondatra* und *Arvicola* ist im Ganzen mehr sciurognath, der von *Myocastor* hystricognath (vgl. Tullberg, 1899). Im Gegensatz zu den anderen hat der Biber einen schwachen abgerundeten Processus angularis (vgl. Abb. 8a–d). Eine Besonderheit im Bau der großen Schneidezahnalveole zeigt *Arvicola* insofern, als hier der Schneidezahn nicht unter dem 3. Backenzahn sondern zwischen den Zahnfächern des 2. und

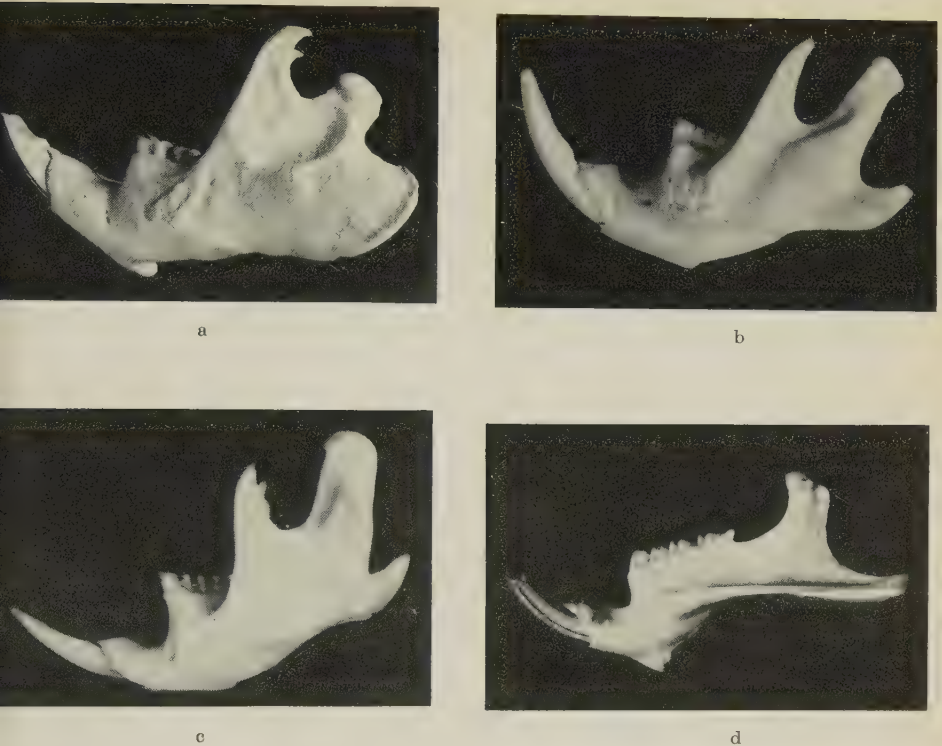


Abb. 8. Unterkiefer von Biber (a), Bisamratte (b), Schermaus (c) und Nutria (d) in Norma lateralis. (Auf gleiche Größe gebracht)

3. Backenzahnes schräg hindurch und in den Gelenkfortsatz hinaufzieht. Dadurch wird der 3. Backenzahn mitsamt seiner Alveole aus der medialen Seitenfläche des Processus alveolaris herausgedrängt, so daß er sich deutlich mit den Abdrücken seiner Zahn-Längsleisten reliefartig heraushebt. Dieses Merkmal ist nicht allen Arvicoliden eigentümlich (vgl. Nehring, 1875) und auch *Ondatra* besitzt es nicht, obgleich auch hier der letzte Backenzahn sich medial etwas erhebt.

Die Zahnformel von *Castor* wie *Myocastor* lautet $\frac{1013}{1013}$, die von *Ondatra* und *Arvicola* $\frac{1003}{1003}$. Die Zähne von Biber und Sumpfbiber sind plicident, die Zahl der Schmelzschlingen auf der Facies masticatoria ist gleich (4) und ihre Anordnung sehr ähnlich. Während aber die Nutria-Backenzähne kaudad an Größe zunehmen, ist es

Tabelle 1. Vergleichende Übersicht über die Indizes der Schädelmaße der Wassermager
(Die dieser Tabelle zugrunde liegenden, tabellarisch erfaßten Originalmaße sind im Archiv des Zoologischen Institutes
Halle [Saale] niedergelegt und auf Anforderung zu erhalten)

Spezies	\bar{x}	m	s	\bar{x}	m	s	\bar{x}	m	s	\bar{x}	m	s
	Condylobasallänge			Schädelgesamtwicht			Hirnraumvolumen			Basallänge		
Biber	139,64	1,51	11,76	165,12	2,97	23,19	30,69	0,25	1,87	95,48	0,12	0,91
Bisamratte	61,87	0,33	2,34	22,62	0,40	2,81	8,29	0,07	0,50	95,39	0,06	0,46
Schermaus	35,70	0,51	2,53	5,70	0,22	1,08	3,32	0,07	0,30	94,96	0,19	0,93
Nutria	96,10	2,68	9,27	79,86	3,85	13,35	17,02	0,32	1,06	94,12	0,44	1,54
	Diastemalänge			Nasallänge			Hirnraumlänge			Größte Breite		
Biber	33,14	0,14	1,11	40,98	0,38	2,95	48,90	0,29	2,28	71,24	0,39	2,97
Bisamratte	34,53	0,13	0,94	33,24	0,18	1,25	41,85	0,14	1,02	60,73	0,19	1,38
Schermaus	34,00	0,13	0,65	26,74	0,28	1,42	42,09	0,47	2,36	62,09	0,27	1,31
Nutria	29,04	0,28	0,96	36,89	0,58	2,02	46,44	0,51	1,76	65,60	1,26	4,36
	Höhe des Schädels			Höhe des For. magn.			Breite des For. magn.			Neigungsw d. For.m.		
Biber	36,97	0,27	2,13	12,06	0,25	1,87	12,96	0,17	1,29	78,39	1,12	8,68
Bisamratte	33,68	0,15	1,08	13,98	0,14	0,96	12,74	0,10	0,68	168,67	1,19	8,39
Schermaus	35,26	0,20	0,99	16,36	0,27	1,34	14,98	0,27	1,34	274,68	6,33	31,00
Nutria	33,63	0,25	0,88	12,33	0,27	0,95	12,60	0,46	1,58	145,48	4,64	16,06
	Zahnreihenlänge UK											
Biber	—											
Bisamratte	24,22	0,09	0,64									
Schermaus	25,28	0,22	1,12									
Nutria	32,81	0,87	3,03									
							Hirnraumbreite			Palatallänge		
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												
Schermaus												
Nutria												
Biber												
Bisamratte												

beim Biber gerade umgekehrt. Ein weiterer wesentlicher Unterschied besteht darin, daß *Castor* hypselodonte, *Myocastor* brachydonte Backenzähne mit zweiwurzeligem Praemolar und dreiwurzeligen Molaren hat. Beide Arten weisen aber wieder übereinstimmend ein extrem anisognathes Gebiß auf. Die Gesamtkaufläche des Oberkiefers ist schräg nach außen gerichtet und umgekehrt im Unterkiefer. *Ondatra* und *Arvicola* besitzen eine isognathe Bezahnung. Ihre Kauflächen stehen horizontal. Die Backenzähne haben Schmelzprismen: bei der Schermaus zeigt M_1 in der Regel labial 3 und lingual 4 scharfwinkelig abstehende Längsleisten, bei der Bismuratte nach einem kopfartigen Vorderende labial 4 und lingual 5 Längsleisten.

Nach dieser vergleichend-anatomischen Übersicht ist festzustellen, daß *Myocastor* von den übrigen 3 Spezies etwas isoliert steht,

Tabelle 2. Übersicht über vergleichend-anatomische Daten der heimischen Wassernager

Lfd. Nr.	Winkel	<i>Castor fiber</i>	<i>Ondatra zibethica</i>	<i>Arvicola terrestris</i>	<i>Myo- castor coypus</i>
1	Huxleyscher Gesichtswinkel.....	146°	148°	153°	136°
2	Huxleyscher Siebbeinwinkel.....	128°	152°	136°	142°
3	Neigungswinkel des Foramen magnum (Winkel Opisthion-Basion-Prosthion).....	108,6° (101,5° bis 135,2°)	104,2° (96,7° bis 111°)	97,3° (87,0° bis 103,4°)	138,5° (130,5° bis 145,7°)
4	Neigung des Foramen magnum zur Basis (Winkel Opisthion-Basion-Basis) ...	94°	88°	98°	65°
5	Deklination des Kieferschädels (Winkel Basis-Gaumen)	12°	10°	10°	10°
6	Neigung der Kiefergelenkfläche zur Gaumenebene ...	25°	30°	—	—
7	Konvergenz der Kiefergelenkflächen nach medial	87°	80°	83°	85°

Ondatra und *Arvicola* naturgemäß die meisten Übereinstimmungen zeigen und alle 4 für das Wasserleben spezialisierten Nagerarten trotz einer Reihe von Unterschieden in ihrem Schädel-Bauplan eine Zahl von gleichen oder ähnlichen Merkmalen aufweisen, die nicht taxonomisch erfaßbar sind (vgl. Tab. 1 und 2). Ihre Analyse kann nur von funktionellen Gesichtspunkten her versucht und sinnvoll in den Gesamtrahmen unserer Kenntnis über die Schädel der heimischen Wassernager gestellt werden.

D. Vergleichend-funktionelle Anatomie der Schädel der untersuchten Tiere

Nach der Analyse der Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten im Schädelbau der 4 Spezies soll in diesem Kapitel versucht werden, die gesamte Konstruktion in ihrer funktionellen Adaptation aufzuklären.

Hier erhebt sich zuerst die Frage, was man unter „Funktion“, „funktioneller Anpassung“ und „funktioneller Anatomie“ zu verstehen hat. In der Tat gibt es bisher im anatomischen Schrifttum kaum eine allgemeingültige Definition des Begriffes „Funktion“. Goethe schreibt 1796 in seinen Aphorismen: „Die Funktion ist das Dasein in Tätigkeit gedacht.“ In dieser Sicht ist jede Anatomie eine „funktionelle Anatomie“. v. Eggeling (1943) meint denn auch, „die deutsche Anatomie hat wohl nie aufgehört, die Funktion neben der Form und als Mittel zum Verständnis der Form zu berücksichtigen“. Die teleologische Sinngebung im populären Sprachgebrauch führt z. T. auch in der anatomischen Literatur zu der Annahme, daß der Begriff der „Funktion“ mit dem physikalischen Begriff der Arbeit gleichzusetzen ist, alle Teile eines Organismus eine bestimmte Arbeit vollführen und infolgedessen funktionell zu determinieren sind. Bei solcher Einstellung können wir aber nur „allgemeine“ und „nicht spezifische“ Funktionen eines Individuums erfassen (vgl. Wermel, 1934), und der Terminus technicus der „funktionellen Strukturen“ im Sinne Benninghoffs (1931) wird überflüssig, weil es nicht-funktionierende Strukturen im lebenden Organismus nicht geben kann. An anderer Stelle schreibt Benninghoff (1930) selbst, daß alle Baustoffe im lebenden Körper organisiert, d. h. funktionell gegliedert sind. Eine ähnliche Auffassung hat besonders im angelsächsischen Schrifttum dazu geführt, daß anatomische Arbeiten als „funktionelle Anatomie“ deklariert werden, obwohl sie rein beschreibender Natur sind (Taylor, W. T., and Weber, R. J., 1951,

„Functional Mammalian Anatomy“; Quiring, D. P., 1950, „Functional Anatomy of the Vertebrates“; u. a.). Kasjanenko (1957) hat deshalb, m. E. mit vollem Recht, solche „funktionellen Anatomien“ verurteilt und gefordert, Ordnung in das Durcheinander bei der Bezeichnung der verschiedenen Richtungen in der Morphologie zu bringen. Er unterscheidet eine beschreibende, eine vergleichende, eine funktionelle und schließlich eine experimentelle Morphologie und ist der Meinung, daß die funktionelle Morphologie „die grundlegenden Probleme der vergleichenden und evolutionären Morphologie behandelt“ und die Wechselbeziehungen zwischen Organismus und Umwelt unter historischen Gesichtspunkten erforscht.

Dem Begriff der „Funktion“ ist m. E. das dynamische Prinzip immanent, das morphologisch die Anpassung bedingt. Die „funktionelle Anpassung“ als eine besondere, spezifische Form der allgemeinen biologischen Anpassung hat als Grundlage eine funktionelle Gestalt, die etwas Statisches ist und aus der die Funktion ermittelt werden kann. Die funktionelle Gestalt zeigt die Einpassung des Individuums in seine Umwelt und das Angepaßtsein an sein spezifisches Lebensmilieu. Gerade in bezug auf die funktionelle Anpassung des Bibers hat Bonner (1955) in Zusammenfassung zahlreicher ökologischer Studien den beachtenswerten Gedanken ausgesprochen, daß *Castor* sich nicht nur angepaßt hat, sondern auch die Landschaft selbst durch positive Gestaltung seinem Lebensstil anpaßt. Solche gegenseitige Verzahnung biologischer Anpassung von Organismen und Umwelt ist allerdings im Tierreich äußerst selten und als Ausnahmefall zu bezeichnen. Allgemein hat die „funktionelle Anatomie“ nach meiner Auffassung die Wechselwirkung von dynamischer funktioneller Anpassung und statischer funktioneller Gestalt zu erforschen, wobei die „Funktion“ als die Umsetzung der Beziehung von Morphe zur Summe der Umweltfaktoren in aktive Lebenstätigkeit zu bezeichnen ist. Es kommt dabei nicht darauf an, ob die Form die Funktion (final-anatomische Betrachtungsweise) oder die Funktion die Form (biologisch-anatomische Betrachtungsweise) bedingt, entscheidend ist vielmehr die Erkenntnis, daß eine Änderung der Umweltfaktoren morphologische und physiologische Veränderungen im Organismus hervorrufen kann (vgl. Sewertzoff, 1931). In seiner „biologischen Anatomie“ vereint Böker (1935) physiologische,

ökologische und ethologische Gesichtspunkte und versucht, durch Konstruktionsanalysen das Wesen der funktionellen Veränderungen im Tierreich zu erfassen. Wie aber Benninghoff (1930) richtig betont, „führt eine Konstruktionsanalyse folgerichtig zur Analogieforschung“ und zum „Prinzip des Parallelismus“. Eine exakte konstruktionsanalytische Analogieforschung kann aber nur dann Anspruch auf vollgültige funktions-anatomische Interpretation erheben, wenn sie in ständigem Kontakt mit der Homologieforschung bleibt. Lohnend erscheint deshalb ein Konstruktionsvergleich von Organismen enger taxonomischer Zusammengehörigkeit, und das war auch einer der Beweggründe für den Versuch einer Analyse der Wassernagerschädel.

Zum Verständnis einer funktionellen Adaptation der Schädel von Biber, Bisamratte, Schermaus und Nutria kommen neben einer allgemeinen Betrachtung über die formgebende Lage und Größe der Sinnesorgane besonders 3 Funktionskomplexe in Frage: das Hinterhauptsgelenk, die Ansätze der Muskulatur und die Basisverhältnisse im Zusammenhang mit den Schädelknickungstypen.

Goethe (1796) sagt in seiner Physiognomik der Tierschädel: „Von allen Schädeln hat keiner einen so sanften, ungebogenen Umriß bis zur Nase wie der Biber.“ Das stimmt nicht nur mit den von mir erhobenen Befunden über den Profilverlauf von *Castor* überein — von dem im Zusammenhang mit den Basisverhältnissen noch weiter zu berichten sein wird —, sondern kennzeichnet auch gleichzeitig die für Schwimmer wichtige und durch die Schädelstreckung, die bis zur Orthokranialie gehen kann, verursachte Hochlage der Nase. Als Eingangsteil des Atmungsapparates liegen die Nasenöffnungen beim Oberflächenschwimmen wenig über dem Wasserspiegel. Bei allen untersuchten Formen ist der vor der Apertura piriformis narium befindliche knorpelige Nasenanteil außerordentlich kurz und kompakt, überragt den Vorderrand des Os incisivum nur wenig und ist deshalb auch beim Nageakt nicht hinderlich. Nach den Untersuchungen von Keilbach (1954) sind die lateralen Begrenzungspartien des äußeren Nasenloches sehr beweglich und ermöglichen den Verschluß gegen eindringendes Wasser. Eine ähnliche Rückbildung und Beweglichkeit der Knorpelnase ist bei den Carnivora pinnipedia zu finden und damit als Anpassung an das Wasserleben zu deuten. Die gesamte Nasenkuppel vom Biber ist stark und lang behaart, die von der Nutria relativ kurz behaart, Bisamratte und Schermaus haben einen

nackten Nasenspiegel. Die äußeren Nasenöffnungen sind bei *Castor* am stärksten laterad gerichtet, weit weniger bei *Myocastor* und bei *Ondatra*. Die Angaben bei Keilbach sind widerspruchsvoll (l. c. p. 215 und p. 220!). Bei *Arvicola* zeigen die vorderen Nasenlöcher in Anpassung an das Grabgeschäft nach vorn-unten.

Wie eigene Beobachtungen über die Wühl- und Grabtätigkeit der Schermaus bei Gefangenschaftshaltung lehrten, benutzt das Tier den Kopf sehr intensiv für das Herausschaffen der Erde aus seinen Gangabschnitten: Unter maximaler Streckung der Wirbelsäule wird durch rhythmische sagittale Kopfbewegungen von unten nach vorn-oben bei gleichzeitigem Voranschreiten der Gang „frei geschaufelt“. Dabei gereicht die Kürze der Knorpelnase genauso zum Vorteil wie die Stellung der Nasenlöcher. Durch die Analyse der Nasenknorpel-Ausbildung kann die schon wiederholt getroffene Feststellung, daß die anatomischen Konstruktionen von wasserlebenden und grabenden Säugern weitgehende Übereinstimmung aufweisen (Müller, 1953; Freye, 1954), erneut bestätigt werden.

Als Riechorgan dient die Nase den Wassernagern neben dem Gehörorgan als Fernsinnesorgan zur Kontaktaufnahme mit der Umwelt, wie es das „Winden“ des Bibers oder das „Männchenmachen“ der *Nutria* an Land deutlich zeigt. Darüber hinaus sind die untersuchten Spezies besonders beim Aufsuchen und Erkennen der Nahrung weit mehr auf den Geruchssinn als auf den Gesichtssinn angewiesen. Zusätzlich tritt noch der Tastsinn in den Dienst der Nahrungserkennung und beim Prüfen der Nahrung im Wasser das wohl ausgebildete Organon vomeronasale, das ja mit dem vom eigentlichen „Kauraum“ durch die Lippenbürste getrennten „Nageraum“ der Mundhöhle in Verbindung steht.

Die Augen sind besonders bei *Ondatra* und *Castor* sehr hochgestellt, *Myocastor* und *Arvicola* zeigen normalere Verhältnisse. Die Topographie der Augen wird entscheidend durch die Breite der Ossa frontalia bzw. parietalia festgelegt. Hinsche (1950) betont bei seinen Untersuchungen an Anuren sehr richtig, daß die Lage der Orbita wesentlich Lokomotionsweise, Fluchtrichtung, Nahrungsraum und andere Faktoren der Lebensführung bestimmt und nennt solche Regionen oder Organe, bei denen durch relativ geringfügige Änderungen in Größen-, Form- oder Proportionsverhältnissen die betreffende Funktion erheblich verändert werden kann, funktionskritische Zonen. Derartige Regionen sind durch einen hohen Selektionswert charakterisiert und kommen m. E. ebenso eindeutig auch

bei Mammaliern vor. Nun gilt aber allgemein für Säuger, daß eine Anpassung des Schädels an das Wasserleben sich in einer mehr oder minder großen Orbitaleinschnürung ausdrückt. Das wird besonders bei den Pinnipedia deutlich, zeigt aber z. B. auch ein Vergleich zwischen Fischotter und Marder. Auf den ersten Blick ist es daher erstaunlich, daß die Interorbitalbreite bei dem anatomisch und auch physiologisch sonst so gut an das aquatile Leben angepaßten Biber, verglichen z. B. mit den beiden Microtinen, relativ groß ist (vgl. Tab. 1). Pinnipedier, Fischotter, Nerz u. a. müssen aber als Wasserräuber besonders aufwärtssehen können, die Augen sind am Kopf entsprechend hochgerückt und einander genähert. Die herbivor lebenden Wassersäuger müssen im Gegensatz dazu für ihre Art der Nahrungsaufnahme abwärtssehen können, bei ihnen sind die Augen in extremer Anpassung für das Oberflächenschwimmen wohl hochgerückt, aber nicht in einer Interorbitaleinschnürung genähert. Das zeigen nicht nur der Biber mit seinen hochgestellten Augen und der Sumpfbiber, sondern auch *Hydrochoerus*, *Hippopotamus* sowie *Trichechus* und *Dugong*, wie ein Schädelvergleich lehrt. Dexler und Freund (1906) betonen in ihren Untersuchungen an der Gabelschwanz-Seekuh besonders deren konstant eingehaltene Schrägstellung der Bulbi nach vorn und unten (l. c. p. 87) — eine schöne Ergänzung der vorgetragenen Auffassung! Die geringe Interorbitalbreite von Bisamratte und Schermaus ist nun nicht ein Beweis für eine höhere Form der Adaptation an das Wasserleben, sondern taxonomischer Ausdruck für die allgemeine Tendenz der Augenstellung bei den Myomorphen. Mäuse sehen vorwiegend nach oben (vgl. Krumbiegel, 1954), entsprechend finden wir eine Einschnürung der Knochenbrücke zwischen den Augen. Es handelt sich also hier in der Zwischenaugenbreite um eine echte funktionskritische Zone. Wenn die Augen nun in Anpassung an den Wasser-aufenthalt wie bei der Bisamratte hochrücken, so kann unter Materialentnahme die Interorbitalbreite nur geringer werden, wie ein Vergleich mit der Schermaus lehrt, bei der die Augen noch ihre normale Lage behalten haben (vgl. Tab. 1). Bei den großen Wassernagern bleibt die Interorbitaleinschnürung trotz gleichen Anpassungsvorgangs wesentlich geringer, es erfolgt die schon skizzierte „Überdachung“ der Augenhöhlen. Einen Beweis für diesen Gedankengang sehe ich in der Konvergenz dieser anatomischen Konstruktion bei *Castor* einerseits, *Myocastor* und *Hydrochoerus* andererseits. Die Lehrmeinung, daß aquatisch lebende

Säuger stets durch eine Interorbitaleinschnürung ausgezeichnet sind, ist demnach dahingehend zu ergänzen, daß diese Regel nicht oder nur in geringem Maße für herbivoraquatile Mammalier zutrifft.

Im Hinblick auf die Phylogenese scheint mir die größere Interorbitalbreite der rezenten Biber gegenüber dem fossilen *Steneofiber* (vgl. Friant, 1937), der vermutlich eine grabende Lebensweise hatte und dessen Habitus im Orbitalbereich an *Ondatra* erinnert, aus den gleichen eben erläuterten Gründen daraufhin zu deuten, daß eine engere Verwandtschaft zwischen *Eucastor* und *Castor* besteht. Bei seinen vergleichenden Foramina-Untersuchungen ist Olson (1940) zu einer ähnlichen Schlußfolgerung gekommen und lehnt daraufhin die von Stirton (1935) u. a. entwickelte „klassische“ *Steneofiber-Palaeomys-Castor*-Reihe ab.

Beim Gehörorgan ist nach Weber (1927) die Länge des Meatus acusticus externus der Entfaltung des äußeren Ohres in etwa umgekehrt proportional. Ein Kennzeichen für die Anpassung an das Wasserleben ist hier die Rückbildung der äußeren Ohrmuschel. Wenn man die Ohrlänge auf die Rumpflänge bezieht, so kommt innerhalb der Nager folgende Reihenfolge (vgl. Tab. 3) zustande. Die Ohrlänge auf die jeweilige Gesamtlänge (Rumpf- und Schwanzlänge) bezogen (Spalte 4), ergibt dagegen insofern abweichende Werte, als die Länge des Schwanzes ein höchst variables Moment darstellt. Bei Schwimmern besteht die Tendenz zur Beibehaltung der Schwanzlänge, bei Gräbern dagegen zur Verkürzung. Dadurch entstehen Verschiebungen, welche die auch hier an Hand der relativen Ohrlänge zum Ausdruck kommende Übereinstimmung der Konstruktion von wasserlebenden und grabenden Säugern stören. Wie nicht anders zu erwarten, ist dementsprechend der Meatus acust. ext. von *Castor* am längsten innerhalb der untersuchten Spezies. Im Gegensatz zu der von Tullio (1929) gefundenen parallelen Relation zwischen der Größe der Auricula und der Cochleaentwicklung (vgl. z. B. Wal, Maulwurf) haben alle untersuchten Wassernager neben einer kleinen Ohrmuschel eine relativ hoch entwickelte Cochlea. Das kann in der Tatsache begründet sein, daß ihr Wasseraufenthalt ja kein permanenter ist. Sicher bestehen auch Beziehungen zwischen der Größe der Auricula und der Bulla tympanica, doch sind sie vorläufig nicht zu fassen. Die in der Regel dünne knöcherne Wand der Bulla ist bei den untersuchten Spezies

relativ dicker als bei ihren nächsten Verwandten. Der Biber weist hier wirklich starke Knochenwände auf, die an die Stärke bei den Seehunden erinnert, wie auch durch das breite Basioccipitale und Basisphenoid der große Abstand seiner Bullae an den der Seehunde gemahnt.

Tabelle 3. Relative Ohrlänge bei Nagern

[Rumpf-, Schwanz-, Ohrlängen nach E. Mohr (1954), deutsche Nomenklatur nach Freye, Gaffrey, Haltenorth, Müller-Using, Pohle (1956)]

Lfd. Nr.	Spezies	Ohrlänge/ Rumpflänge	Ohrlänge/ Gesamtlänge (Rumpf- und Schwanzlänge)
1	2	3	4
1	Feldhase, <i>Lepus europaeus</i>	21,8	18,7
2	Schneehase, <i>Lepus timidus</i>	20,7	18,9
3	Birkenmaus, <i>Sicista betulina</i>	20,7	9,0
4	Gartenschläfer, <i>Eliomys quercinus</i>	17,5	9,3
5	Wildkaninchen, <i>Oryctolagus cuniculus</i>	17,4	15,0
6	Waldmaus, <i>Apodemus sylvaticus</i>	15,8	8,3
7	Hausmaus, <i>Mus musculus</i>	15,6	7,7
8	Baumschläfer, <i>Dryomys nitedula</i>	15,1	7,7
9	Haselmaus, <i>Muscardinus avellanarius</i>	15,0	8,0
10	Gelbhalsmaus, <i>Apodemus flavicollis</i>	14,8	7,2
11	Eichhorn, <i>Sciurus vulgaris</i>	14,3	7,7
12	Zwergmaus, <i>Micromys minutus</i>	13,2	7,0
13	Siebenschläfer, <i>Glis glis</i>	12,8	7,4
14	Rötelmaus, <i>Clethrionomys glareolus</i>	12,0	8,5
15	Hausratte, <i>Rattus rattus</i>	11,9	5,7
16	Schneemaus, <i>Microtus nivalis</i>	11,5	7,5
17	Feldmaus, <i>Microtus arvalis</i>	11,5	8,3
18	Brandmaus, <i>Apodemus agrarius</i>	11,1	6,5
19	Hamster, <i>Cricetus cricetus</i>	10,4	8,4
20	Goldhamster, <i>Mesocricetus auratus</i>	10,0	9,7
21	Sumpfmaus, <i>Microtus oeconomus</i>	10,0	6,8
22	Erdmaus, <i>Microtus agrestis</i>	9,85	7,6
23	Bisamratte, <i>Ondatra zibethica</i>	8,49	5,3
24	Scherm Maus, <i>Arvicola terrestris</i>	8,24	5,7
25	Kleinwühlmaus, <i>Pitymys subterraneus</i>	8,17	6,7
26	Wanderratte, <i>Rattus norvegicus</i>	8,00	4,3
27	Nutria, <i>Myocastor coypus</i>	6,67	3,5
28	Murmeltier, <i>Marmota marmota</i>	5,56	4,3
29	Biber, <i>Castor fiber</i>	4,27	2,9
30	Ziesel, <i>Citellus citellus</i>	3,81	3,4

Der Funktionskomplex des Hinterhauptsgelenkes ist für die aquatilen Mammalier zuerst umfassend von Knese (1936) bearbeitet worden. Indem ich mich seinen gelenkmechanischen Diskussionen und Ableitungen anschließe, seien für die Wassernager nachfolgende funktionsanatomische Besonderheiten herausgearbeitet. Das Kopfgelenk (*Articulus capitis*) besteht ja aus einem ersten Kopfgelenk (*Articuli atlantooccipitales*), das von den *Condyli occipitales laterales* des Hinterhauptes und den *Foveae articulares craniales* des Atlas gebildet wird, und einem zweiten Kopfgelenk (*Articuli atlantoepistrophici*), das sich aus den *Facies articulares caudales* und der *Fovea dentis* des Atlas sowie den *Processus articulares craniales* und dem *Dens* des *Epistropheus* aufbaut. In beiden Kopfgelenken sind sowohl Sagittal- als auch Lateralflexion, im zweiten zusätzlich noch Rotation möglich. Die Sagittalflexion im ersten Kopfgelenk kann weder um die Längs- noch um die Querachse der Condylen stattfinden, sondern dafür kommt nur eine Kompromißachse, die Transversalachse, in Frage. Bei maximaler Streckung des Schädels, die eine dorsalwärts gerichtete Bewegung ist und durch stetige Kontraktion der Nackenmuskulatur erreicht wird, besteht die Gefahr einer vollkommenen Trennung der Condylen von den Atlasgelenkpfannen. Die Beugung als ventrale Kopfbewegung geschieht durch Flächenschleifen um den Krümmungsscheitel der Condylen. Die Lateralflexion im ersten Kopfgelenk vollzieht sich stets in Richtung der Längskrümmung der Condylen.

Die relative Vergrößerung der Hinterhauptshöcker bei den Wassernagern deutet auf stärkere statische Beanspruchungen (z. B. Wasserwiderstand bei Bewegung), aber auch auf Vergrößerung der Trag- und Unterstützungsfläche für den Schädel hin. Die Ausbildung der Condylen, die vom kaudalen zum ventralen Schädelbereich ziehen, kann kinematisch so verstanden werden, daß hierdurch die von kaudal kommende propulsatorische Kraft geradlinig von den Wirbelkörpern auf den Schädel übertragen werden kann. Sie ist aber m. E. auch zugleich Ausdruck für die Tatsache, daß entsprechend der Konstruktion der Halswirbelsäule, die sich dem Schädel von ventrokaudal anschließt, der Kopf nicht nur an der Wirbelsäule hängt, sondern auch auf ihr ruht. Das wird besonders deutlich, wenn man in Röntgenbildern die Haltung und gegenseitige Lage von Schädel und Halswirbelsäule studiert (vgl. Eble 1955; Klapperstück, 1955), und so ist auch die Betonung der ventralen Condylenpartie von Bisamratte und Schermaus erklärlich.

Knese (1936) hat festgestellt, daß von den Wassernagern der Sumpfbiber die größte sagittale Streckbewegung durchführen kann (vgl. Tab. 4). Diese Tatsache verständlicht zugleich den von mir erhobenen Befund, daß von den untersuchten Spezies *Myocastor* den absolut größten Neigungswinkel des Foramen magnum aufweist. Die ruhige Kopfhaltung an Land ist bei ihm auch viel geneigter als bei den anderen Arten. Hierdurch wird m. E. aber auch die Behauptung von Hofer (1954) eingeschränkt, daß die Variabilität der Neigungsebene des Foramen magnum — die nicht bestritten werden soll — eine Beziehung zur Tragweite des Kopfes ausschließt. Seine Folgerung resultiert zwar aus Untersuchungen über die kranio-cerebrale Topographie an Affen; abgesehen von der generalisierenden Formulierung hat sich Hofer selber aber in einer früheren Untersuchung an Vögeln (1948) über den gleichen Gegenstand nicht so ablehnend geäußert. Mir scheint hier doch ein Korrelationsverhältnis zwischen Neigung des Hinterhauptsloches und der Streckungs- bzw. Beugungsmöglichkeit als Komponenten der sagittalen Flexion vorzuliegen, das funktionell beim Oberflächenschwimmen geradezu „erzwungen“ wird. Der Sumpfbiber ist kein übermäßig guter Schwimmer; seine Kopfhaltung erfordert, wie die Konstruktionsanalyse lehrt, mehr Kraftaufwand beim Schwimmen als bei Biber oder Bismarckratte. Die Bedeutung der Kopfhaltung für das menschliche Schwimmen hat man übrigens auch in jüngster Zeit in der Ausarbeitung der Techniken für den Leistungssport erkannt. Beim Brustschwimmen z. B. ist der Grund für eine falsche Schwimmlage zumeist in einer fehlerhaften Kopfhaltung zu suchen:

Tabelle 4

Daten über den Funktionskomplex des Kopfgelenkes der Wassernager
(Angaben mit K nach Knese, 1936)

Spezies	Absoluter Neigungs- winkel des For. magnum	Streckung	Beugung	Gesamte Lateralflexion	Höhen- Breiten-Index
		im ersten Kopfgelenk			
1	2	3	4	5	6
<i>Castor</i>	108,6°	19 K	34 K	46 K	0,52
<i>Ondatra</i>	104,2°	34 K	10 K	40 K	0,55
<i>Arvicola</i>	97,3°	28	16	40	0,57
<i>Myocastor</i>	138,5°	37 K	10 K	42 K	0,51

Ist der Kopf zu sehr gesenkt, so heben sich die Füße als Antriebsmotoren zu sehr und kommen zu nahe an die Wasseroberfläche; wird der Kopf zu hoch gehalten, sinken die Beine übermäßig ab, und die Wirksamkeit des Beinstoßes wird wiederum beeinträchtigt (vgl. Rajki, 1956).

Auf Grund seiner gelenkmechanischen Untersuchungen an den kranio-vertebralen Verbindungen teilt Knese (1936, 1937) die Wassersäuger in Vertikalschwimmer und Horizontalschwimmer ein und postuliert für beide Schwimm-Modi zwei verschiedene Schädelformen: Vertikalschwimmer sollen lateral komprimierte, sehr hohe Schädel und Horizontalschwimmer dorso-ventral komprimierte, sehr breite Schädel aufweisen. Die Aufstellung der Schwimmtypen ist auf Grund von Lebendbeobachtungen sicher gerechtfertigt, wenn auch vielleicht nicht in so reiner Form, wie es gefordert wird. Die dazugehörigen kompressen bzw. depressen Schädelformen jedoch kann ich zumindest bei den Wassernagern nicht bestätigen. Bei ihnen finde ich den Höhen-Breiten-Index des Schädels fast gleich (vgl. Tab. 4, Sp. 6), obwohl der Biber von Knese zu den Vertikalschwimmern gerechnet wird und die übrigen Arten zu den Horizontalschwimmern gezählt werden. Nach meinen Beobachtungen ist *Castor* allerdings genausoviel Horizontal- wie Vertikalschwimmer, die anderen Formen sind mehr Horizontalschwimmer. Ich kann nun zwar die gesamte Sagittalflexion von *Castor* mit 92 gegenüber 64 bei *Ondatra* bzw. 78 bei *Myocastor* bestätigen, die das funktionsanatomische Kriterium von Knese für die Einteilung des Bibers zu den Vertikalschwimmern ist, trotzdem aber erachte ich seine große Sagittalflexion nicht als Ausdruck für betontes Vertikalschwimmen, sondern vielmehr für die besonderen Reiß- und Zerrbewegungen beim Nage- und Freßakt. Aus Untersuchungen von Göhre (1954) über die Arbeitsleistung und den Krafteinsatz des Bibers beim Holzfällen, die auf bisher unveröffentlichten Muskel-Querschnittsuntersuchungen von mir fußen, geht hervor, daß dieser Nager eine mittlere Arbeit von 1500 mkg pro kg abgenagtes Holz leistet, wofür bei jedem Biß eine ungefähre Kraft von 80 kg benötigt wird. Beim Holzfällen arbeitet er erst mit den Incisivi des Unterkiefers bis zu einer Tiefe von 1 bis 2 cm. Dann schneidet er bis zum Zusammentreffen der Nagezähne mit den Incisivi des Oberkiefers schräg zum Holzfaserverlauf ruckartig ein. Dazu wird zweifelsohne die große Sagittalflexion benötigt. Zum seitlichen Kopfansatz beim Holzfällen ist aber auch eine große Lateralflexion notwendig. Da

nun das erste Kopfgelenk für das Schwimmen mehr statische Funktion übernommen hat, ist die Lateralflexion in das zweite Kopfgelenk verlegt. Sie ist hier abweichend von den übrigen Wassernagern 5mal größer als im ersten Kopfgelenk und hat ihre anatomische Grundlage in der Ausbildung des Zahn-Schädel-Gelenk- (Mead, 1906; Knese, 1936), das sich aus dem Condylus odontoides — der auch gespalten sein kann — und dem Processus odontoides zusammensetzt. Ohne besondere Muskeltätigkeit schaltet dieses Gelenk die Bewegungen im ersten und zweiten Kopfgelenk gleich. Der größeren Beweglichkeit dient schließlich auch die geringe „Stielung“ der Biber-Condylen, die im Ausnahmefall auch einmal zu einer „Untertunnelung“ führen kann. Während die Condylen der Bisamratte, die stärker gewölbt sind als die der Schermaus und die als evolutiv fortgeschrittenes Merkmal eine große Kongruenz mit den Gelenkpfannen des Atlas haben, einen gewissen Übergang darstellen, müssen diejenigen des Sumpfbibers als „sitzend“ bezeichnet werden. Insgesamt sehen wir bei genauer Konstruktionsanalyse, wie besonders beim Biber der Articulus capitis sowohl für die Schwimbewegungen als auch für die besondere Art der Nahrungsaufnahme funktionell bedingt ist und auch nur aus beiden Beanspruchungen heraus verstanden werden kann.

Die Kaumuskulatur ist für die Gestaltung des Schädels von außerordentlicher Bedeutung; besonders zwischen Kaumuskulatur, Gebiß und Schädelkonfiguration bestehen engste konstruktive Zusammenhänge, die bei *Castor* und *Myocastor* deutlicher als bei den Microtinen zutage treten. Bei den beiden großen Wassernagern ist der ganze Kauapparat eine betont auf Druck eingerichtete Konstruktion. Wie schon Giebel (1865) erkannte, gelangt der Musculus masseter mit Einschluß des Musc. zygomatico-mandibularis (Musc. masseter lateralis et medialis von Tullberg) sowohl bei den Nagern mit nicht durchbohrtem Jochfortsatz als auch bei denjenigen mit großer Masseteröffnung ungefähr an dieselbe Stelle der vorderen Schädelseitenwand. Das geschieht dadurch, daß der geschlossene Jochfortsatz weiter zurückgesetzt ist. Beim Biber hat besonders die Portio profunda des Masseter eine erhebliche Größe bekommen, sie steigt an der Schnauzenseite sowie an der Vorderfläche des maxillaren Jochfortsatzes und des Jochbogens auf. Wegen ihrer bedeutenden Größe ist die vordere Portion des Musc. zygomatico-mandibularis, die ebenfalls sehr stark entwickelt ist, mit ihrer Ursprungsfläche bis auf die innere Orbitalwand übergegangen, und sie kann

auch in erster Linie für die einzigartig kräftige Entwicklung des vorderen Jochbeinteiles verantwortlich gemacht werden. Bei der *Nutria* dagegen zieht der *Musc. zygomatico-mandibularis* durch das Foramen infraorbitale hindurch; dementsprechend kann die im Verhältnis zu *Castor* weitaus schwächere Portio profunda des *Masseter* nur am Unterrand des Proc. zygomaticus ihren Ursprung nehmen. Wie die Superstrukturen (Sagittalkamm usw.) zeigen, ist auch der *Musc. temporalis* des Bibers weit kräftiger als bei *Myocastor*. Bisamratte und Schermaus nehmen hinsichtlich ihrer Kaumuskulatur eine zwischen *Nutria* und Biber etwa vermittelnde Stellung ein: Die Ursprungsfläche der Portio profunda zieht bis zum vorderen oberen Rand des Foramen infraorbitale herauf und endet medial über dem Foramen (vgl. Tullberg, 1899); der *Musc. zygomatico-mandibularis* durchzieht das Foramen nur mit einem sehr kleinen Anteil, trotzdem hat er an der vorderen Hälfte des kräftigen Jochbogens eine große Ursprungsfläche; der *Temporalis* reicht zwar nicht bis oben auf die Scheitelbeine, zieht aber weit oral und kann bei alten Tieren im schmalen Interorbitalbereich einen Knochenkamm bedingen.

Die Kaubewegungen sind bei Nagern in erster Linie propalinal (posterior-anteriore), wenn auch bei weitem nicht ausschließlich. Schon Ganzer (1908) unterschied die Beiß- von den Kaubewegungen und beobachtete sehr richtig, daß bei der Kaubewegung eine transversale Komponente mit auftritt. Wegen der Anisognathie, der nur äußerst geringen Beweglichkeit der Unterkieferhälften in der Symphyse, und der schrägen Stellung der Kauflächen sind transversale Kaubewegungen bei den beiden großen Wassernagern gering. Trotzdem kann die Kaubewegung bei ihnen, wie es auch Müller (1933) bei *Hydrochoerus* verzeichnete, als eine anterior-posteriore Gleitbewegung, verbunden mit seitlichen Ausschlägen der Mandibula, analysiert werden. Entgegenlautende Angaben von Koch (1953) für den Sumpfbiber treffen nicht zu. Für die propalinalen Schiebbewegungen nach vorn sind vor allem die Pars superficialis des *M. masseter* und die *Mm. pterygoidei* verantwortlich, für die nach hinten der *M. temporalis* und die hinteren Anteile des *M. zygomatico-mandibularis*. Die Öffnungs- und Schließungsbewegungen (ortale Mandibulabewegungen) versehen die *Mm. masseter*, *zygomatico-mandibularis*, *temporalis* und *pterygoideus internus*. Starck und Wehrli (1935) fanden beim Murmeltier (*Marmota marmota* L.), daß an der Vorschiebung des Kiefers über 50 %, an

der Rückziehung etwa 30 % und am Kieferschluß etwa 80 % der gesamten Kaumuskulatur beteiligt sind. Das Verhältnis ist für *Ondatra*, *Castor* und *Arvicola* etwa gleich, bei *Myocastor* kommen für die Verschiebung durch die starke Entwicklung der Portio reflexa etwa 60 % der Kaumuskulatur in Frage.

Diese letztere Feststellung lenkt den Blick auf die unterschiedliche Stellung des Kiefergelenkes, die als ein Teil des phylogenetischen Grundbauplanes der Schädelkonfiguration für die Ausbildung der Kaumuskulatur und den Kauvorgang mit entscheidend ist. Die beiden Microtinen und der Biber haben im Gegensatz zum Sumpfbiber im Sinne Marinellis ein „hohes Kiefergelenk“, dessen Mandibula-Gelenkköpfchen sich oberhalb der verlängerten Kau-ebene der Oberkieferzahnreihe befindet. Funktionell bedingt ein hohes Kiefergelenk eine vermehrte Längsverschiebung des Unterkiefers gegen den Oberkiefer, weitaus mehr, als es ein einfaches Hebelgelenk zuläßt. Zwischen den Zahnreihen befindliche Nahrungsteile werden nicht nur durch Druck zerquetscht, sondern auch durch Schub in rostraler Richtung an der Zahnriffelung zerrieben. Der für das Zerquetschen aufgewendete Kaudruck ist um so höher, je größer der Querschnitt der für die ortalen Bewegungen des Unterkiefers verantwortlichen Muskulatur ist. Bei einem männlichen Biber von 24,5 kg Gewicht betrug der rechtsseitige Kaumuskulatur-Querschnitt maximal 39,7 cm²; seine Größe wird wesentlich beeinflußt von dem großen M. temporalis, der sonst allgemein bei den Rodentia relativ schwach entwickelt ist. Danach konnte Göhre (1954) die mittlere aufgewendete Kraft pro Biß bei *Castor* mit 1,6 bis 2,4 kg/cm² des Querschnittes bestimmen. Die ausgiebigere Längsverschiebung des Unterkiefers gegen den Oberkiefer infolge des hohen Kiefergelenks hat kürzlich Stöcker (1957) für den indischen Elefanten (*Elephas maximus* L.) mathematisch abgeleitet. Er kommt dabei zu dem Schluß, daß ein hohes Kiefergelenk bei Mahlbewegungen Energie sparen hilft. Dieses Ergebnis ist sinngemäß auch für die Nager mit hohem Kiefergelenk anzuwenden. Das Zermahlen der pflanzlichen Nahrung geschieht also neben den schwachen Seitenbewegungen durch propalinal Kieferbewegungen, deren Ausmaß letztlich auf zwei getrennten Komponenten beruht: auf der rostralen Verschiebbarkeit des Capitulum mandibulae in der Fossa mandibularis und aus der Fossa nach aboral heraus sowie auf der Mechanik des hohen Kiefergelenkes. Weil *Myocastor* kein solches Kiefergelenk hat, benötigt er für seine weniger ökonomische

posterior-anteriore Mahlbewegungen mehr Kraftaufwand. Aus diesem Grunde ist vor allem seine Portio reflexa masseteris unverhältnismäßig kräftig, die wiederum mitverantwortlich für die starke Entwicklung der Crista mandibularis am Unterkiefer ist.

Bei der Bisamratte rutscht für die Mahlbewegungen nach den Untersuchungen von Müller (1953) der Gelenkfortsatz des Unterkiefers aus der vom Squamosum gebildeten Gelenkpfanne nach aboral heraus und wird dann nur durch Bänder und die Muskulatur gehalten. Ein weiteres Zurückgleiten nach hinten wird von der Bulla tympanica verhindert, die ein Widerlager für die Kaustellung bildet. Der gleiche Befund wurde von Winogradow (zit. nach Müller) für die Schermaus erhoben, und sinngemäß trifft er nach meinen Feststellungen auch für den Biber zu. Bei ihm kann die Kehlung des Meatus acusticus externus, die genau der Capitulumgröße entspricht, als rückwärtiges Widerlager für die Kaustellung angesehen werden. Damit kann aber jetzt auch das Ausmaß der Gelenkfläche genauer determiniert werden: Sie ist nicht nur auf die Ventralseite des Proc. zygomaticus beschränkt, sondern setzt sich bis vor den äußeren Gehörgang auf der Squamosumfläche fort. Darum „muß“ auch hier ein Proc. retroarticularis fehlen. Beim Sumpfbiber vermag der Gelenkfortsatz wegen der andersgearteten Konstruktion nicht nach hinten aus der Fossa mandibularis herauszugleiten.

Beim Nageakt befindet sich das Capitulum mandibulae wieder in der Fossa mandibularis. Seitliche Bewegungen der Schneidezähne sind in dieser Phase bei Bisamratte und Schermaus nur durch die gelenkige Verbindung der beiden Unterkieferäste möglich (Müller, 1953), beim Biber kommen sie aus dem Gelenk heraus. Für den Nageakt dient außer der eigentlichen Kaumuskulatur auch der Sphincter colli profundus als tiefste Schicht der oberflächlichen Facialismuskulatur, der bei *Myocastor* besonders groß ist, am Sternum entspringt und sich am Jochbogen mit einer breiten Aponeurose anheftet. Er dient der Nutria als Beweger des Kopfes gegen den Rumpf beim Abreißen von Gräsern und Wasserpflanzen und ferner wohl auch als Feststeller des Oberschädels beim Nagen. Bei der Bisamratte und Schermaus zieht der Muskel zwischen Auge und Ohr auf den Schädel hinauf, wo seine Intermediärplatte als ungeteilte Muskelplatte sich ganz um den Kopf legt. Ein solches Verhalten bezeichnet Meinertz (1942) als primitiv. Beim Biber hat der Sphincter nach den Befunden von Schreiber (1929) einen

auffälligen Umbau erfahren, indem er die Verbindungen zu Sternum und Jochbein aufgegeben und dafür mit den Unterarmen neu gewonnen hat. Auf Grund von Lebendbeobachtungen möchte ich die Vermutungen von Schreiber bekräftigen, daß der Sphincter im Sinne einer Adduktion der Vorderextremitäten an den Rumpf beim Entrinden größerer Zweige, beim Holztransport im Wasser sowie besonders beim Stammumklammern und Gegenstemmen beim sanduhrartigen Einschneiden für das Holzfällen in Aktion tritt. Hand in Hand mit der Umbildung des Sphincter dürfte m. E. die kräftige Entwicklung des *Musc. rectus capitis ventralis* gehen, der als Beuger und Seitwärtsneiger des Schädels an den umgeschlagenen Lateralrändern des *Basioccipitale* inseriert und ebenfalls für das Holzfällen von entscheidender Bedeutung ist. Die Seitenränder wirken als Knochenkämme, und dadurch kommt es zur Ausbildung der oft diskutierten Grube auf der pharyngealen Fläche des *Basioccipitale*. Wenn die Grube bei *Steneofiber* nicht auftritt, dann ist das ein Zeichen für einen geringer entwickelten *M. rectus cap. ventr.* und mangelnde Holzfällertätigkeit.

Der Nagedruck, der von den kräftigen Nagezähnen mit ihrer bei allen Wassernagern höchsten Ritzhärte von 5,5 am Schmelz (Herold, 1950) ausgeht, wird von dem großen Zwischenkieferknochen aufgenommen und vor allem der Schädeldecke, insbesondere dem Frontale, übergeben. Der Kaudruck bei den Kaubewegungen wird von den schräg eingepflanzten Backenzähnen des Oberkiefers bei *Castor* und *Myocastor* auf das Zentrum der starken Schädelbasis und über die Ali- und Orbitosphenoidea auf die Schädelseitenwände übertragen. Von den vorderen und hinteren Jochbogenpfeilern geht der einwirkende Druck auch auf die Calvaria über. Die Pfeilerbelastungen selbst rufen Konfigurations- und Lageveränderungen ihres Knochenverbandes hervor. So sieht Marinelli (1929) in der Belastung des vorderen Pfeilers die Ursache für die Ausdehnung oder — bei starker Belastung — für die Rückbildung des Facialteiles des Tränenbeins. In Analogie kann man die Entwicklung des Squamosum von einer Belastung des hinteren Pfeilers der Jochbogenbrücke abhängig sehen. So finde ich, daß bei *Castor* wegen der erhöhten Druckbeanspruchung das Squamosum nur noch im Dienst der Kauapparatur steht und von der Begrenzung der Schädelhöhle fast vollständig ausgeschlossen wird. Auch bei *Myocastor* begrenzt es das Cavum nur zu einem geringen Teil. Ich sehe deshalb in diesem Ausschluß auch keinen primitiven (vgl.

Weber, 1927), sondern einen spezialisierten Zustand. Auffällig ist ferner die fehlende Verbindung von Squamosum und Frontale bei Walen, Seehunden, Seekühen und auch beim Biber. Sie ist sicher in Korrelation mit der Breitenentwicklung des Schädels, die ja ein Anpassungsmerkmal an den Wasseraufenthalt ist, aber auch in Abhängigkeit von der Entwicklung der Kauapparatur und ihrer Druckverhältnisse entstanden. Die gleiche Verbindung fehlt auch bei Fledermäusen und Halbaffen; hier bin ich allerdings noch außerstande, eine funktionelle Erklärung zu geben.

Nagedruck und Kaudruck bei Biber und Sumpfbiber bewirken neben einer Belastung der Schädeldecke auch eine Entlastung der Basisfläche, die sich in den skizzierten ungewöhnlich vergrößerten Foraminaverhältnissen ausdrückt. Bei der Isognathie von Bisamratte und Schermaus dagegen wird die Basis weit mehr beansprucht, die Pfeilerwirkung des Jochbogens drückt sich im wesentlichen auch nur über den vorderen Pfeiler auf das oral verbreiterte Frontale aus, und das große Squamosum hat noch erheblichen Anteil an der Hirnhöhlenbegrenzung.

Wenn man nun zum Schluß die verschiedenen formativen Einflüsse der Sinnesorgane, des Gehirns und des Kauapparates auf den Schädel im Zusammenhang mit der Schädelbasis und den Knickungstypen des Schädels (Deklination oder Elevation des Kieferschädels) analysiert, dann bekommt man Einblick in die Funktionsbezogenheit auch dieses Schädelbereiches. Die Basis ist ja ein „Kupplungselement zwischen Gehirn- und Kieferschädel“, wie es kürzlich Biegert (1957) nannte, und als solches liefert sie nicht nur die Grundlage für die Schädeltypen im Sinne Hofers (1952), sondern zeigt hinsichtlich ihrer Konfiguration, Dimension und Topographie in Abhängigkeit von der Ausbildung des Kauapparates und des Gehirns auch eine funktionelle Komponente. Diese funktionelle Bezogenheit der Basis und der von ihr abzuleitenden Knickungstypen zu erfassen, erschien mir wichtig und notwendig, wenn beispielsweise die Schädeltypen nicht nur um ihrer selbst willen betrachtet werden sollen, und erfolgte in einer speziellen Veröffentlichung (Freye, 1959).

Als Resultat dieser Arbeit ergibt sich, daß zwischen Schädelknickungstyp und Profillinienverlauf der Schädeldecke eine klare Funktionsbezogenheit besteht: Bei grabenden und schwimmenden Arten geht immer mit einer schwach gewölbten

oder gestreckten Schädeldecke eine mäßige Klinorhynchie bis Orthokranialie einher. Die funktionskritische Zone ist dabei das Hinterhaupt. Bei der im Lebensmilieu der schwimmenden und grabenden Individuen erforderlichen Streckhaltung des Gesamtschädels wird in Hebelwirkung die Konfiguration und Lage der Schädeldecke und der Schädelbasis „erzwungen“. Die schwache Deckenwölbung, z. B. bei *Phoca*, die auf das aborale Areal lokalisiert ist, spricht nicht gegen die vorgetragene Ansicht. Sie ist vom besonderen Bau des Gehirns abhängig und zeigt in der Ausprägung einer schwachen Airorhynchie, daß trotz aller Merkmalskombination Hirn- und Kieferschädel gewisse Eigenwege gehen.

Der von Starck (1952) inaugurierte Weg der Untersuchung von Spezialanpassungen erwies sich insgesamt als sehr aussichtsreich. Er zeigt, daß neben ontogenetischen Untersuchungen auch auf diese Weise neue Erkenntnisse über den Gestaltwandel und das Gestaltwerden des Säugerschädels gewonnen werden können.

E. Zusammenfassung

1. Vergleichend-anatomische und funktions-anatomische Untersuchungen an heimischen Wassernagern (*Castor fiber* L., *Ondatra zibethica* (L.), *Arvicola terrestris* (L.) und *Myocastor coypus* [Molina]) bezwecken, neben einer Erweiterung von anatomischen Detailkenntnissen über den Schädelaufbau die Funktionsbezogenheit der Schädelkonstruktion in Abhängigkeit vom Lebensmilieu zu analysieren.

2. Im Rahmen des Gestaltwandelproblems wird der von Starck (1952) inaugurierte Weg der Erforschung von Spezialanpassungen beschritten, die mammologische Allgemeingültigkeit der neueren Anschauungen über den Schädelaufbau überprüft, und neue Erkenntniswege werden eröffnet.

3. 70 Biber-, 100 Bismarratten-, 25 Schermaus- und 16 Nutria-Schädel sind messend untersucht und tabellarisch erfaßt worden (Tab. 1). Darüber hinaus werden die anatomischen Daten durch Lebendbeobachtungen ergänzt und gefestigt.

4. Die Untersuchung der ökographischen Verhältnisse läßt erkennen, daß die Wassernager eine ökologische Nische erobert haben. Die Waterhoussche Regel wird bestätigt, die Jordansche Regel trifft nicht zu.

5. Die Analyse eines Praeparietale in einem Falle bei *Castor* läßt den Fund phylogenetisch bedeutungsvoll werden.

6. Die Beschreibung eines Falles von Assimilatio atlantis bei *Ondatra* lenkt den Blick auf die mannigfachen Umbauprozesse im Überschneidungsgebiet von Kephalo- und Notogenese.

7. Die „Funktion“ wird als die Umsetzung der Beziehung von Morphe zur Summe der Umweltsfaktoren in aktive Lebenstätigkeit definiert. Aufgabe der „funktionellen Anatomie“ ist, die Wechselwirkung von dynamischer funktioneller Anpassung und statischer funktioneller Gestalt (das „Angepaßtsein“) zu erfassen.

8. Herbivor-aquatile Mammalier haben nicht immer eine bedeutende Interorbitaleinschnürung als Kennzeichen der Wasseranpassung; das kann funktionell mit der Nahrungsaufnahme erklärt werden.

9. Alle Wassernager sind Horizontalschwimmer, *Castor* auch Vertikalschwimmer. Die große Sagittalflexion bei ihm wird als Anpassung an die besonderen Reiß- und Zerrbewegungen beim Nageakt erklärt.

10. Das hohe Kiefergelenk bei *Castor*, *Ondatra* und *Arvicola* bedingt ein anderes Verhältnis der Kaumuskulatur als beim einfachen Hebelgelenk von *Myocastor*. Für Kaubewegungen rutscht bei den Arten mit hohem Kiefergelenk das Capitulum mandibulae aus der vom Squamosum gebildeten Gelenkpfanne.

11. Bei grabenden und schwimmenden Säugern besteht eine Funktionsbezogenheit von Kieferdeklination und Formung der Schädeldecke: Eine schwach gewölbte oder gestreckte Schädeldecke geht mit einer mäßigen Klinorhynchie bis Orthokranialie einher.

12. Der autonome Grundbauplan des Schädels wird durch die Eigenbestimmung von Gehirn, Sinnesorganen und Kauapparat summativ verändert. Die Schädelkonstruktion der Wassernager kann im Rahmen des Gestaltwandelproblems als Ergebnis eines gesetzmäßigen Zusammenhangs von Lebensmilieu und Individuum gekennzeichnet werden.

Schrifttum

Albrecht, P.: Über den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbeltiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. Zool. Anz. 3 (1880) 450–454 und 472–478.

- Baur, G.: Über den Proatlas einer Schildkröte (*Platypeltis spinifer* LES.). Anat. Anz. **10** (1895) 349–354.
- Beer, G. R. de: How Animals hold their heads. Proc. Linn. Soc. London **159**, 2 (1947) 125–139.
- Beeger, H.: Zur vergleichenden Anatomie der Wasserratte und Feldmaus, *Arvicola amphibius* und *arvalis* LAC. Z. ges. Naturw. **30** (1867) 145–184.
- Benninghoff, A.: Die Anatomie funktioneller Systeme. Morph. Jb. **65**, 1/2 (1930) 1–10 (Beiträge zur Anatomie funktioneller Systeme).
- Über die Entstehung funktioneller Strukturen. Anat. Anz. Erg.-Bd. **71** (III. Intern. Anat. Kongr. Amsterdam) (1931) 62–70.
- Biegert, J.: Der Formwechsel des Primatenschädels und seine Beziehungen zur ontogenetischen Entwicklung und den phylogenetischen Spezialisierungen der Kopforgane. Morphol. Jahrbuch **98** (1957) 77–199.
- Böker, H.: Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. I. Bd. Jena 1935.
- Bolk, L.: Zur Frage der Assimilation des Atlas am Schädel beim Menschen. Anat. Anz. **28** (1906) 497–506.
- Bonner, J. T.: Cells and Societies. New Jersey 1955.
- Broili, F.: Unpaare Elemente im Schädel von Tetrapoden. Anat. Anz. **49** (1917) 561–576.
- Bystrow, A. P.: Assimilation des Atlas und Manifestation des Proatlas. Z. Anat. Entw. gesch. **95** (1931) 210–242.
- Morphologische Untersuchungen über die Occipitalregion und die ersten Halswirbel der Säugetiere und des Menschen. I. Mitteilung. Über den Proatlas und Anteproatlas bei der Robbe. Z. Anat. Entw. gesch. **100** (1933) 362–386.
- II. Mitteilung. Die Assimilation des Atlas und deren phylogenetische Bedeutung. Z. Anat. Entw. gesch. **102** (1934) 307–334.
- Dabelow, A.: Über Korrelation in der phylogenetischen Entwicklung der Schädelform. II. Beziehungen zwischen Gehirn und Schädelbasis bei den Mammaliern. Morph. Jb. **67** Göppert-Festschrift, Teil II (1931) 84–133.
- Dexler, H., und L. Freund: Zur Biologie und Morphologie von *Halicore dugong*. Arch. Naturg. **72**, I. Bd., 2. Heft (1906) 77–106.
- Eble, H.: Funktionelle Anatomie der Extremitätenmuskulatur von *Ondatra zibethica*. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. IV/5 (1955) 977–1004.
- Eggeling, H. von: Neue und alte Richtungen in der deutschen Anatomie. Anat. Anz. **94** (1943) 337–397.
- Freye, H.-A.: Beiträge zur funktionellen Anatomie des Biberskelettes. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. III/5 (1954) 1101–1136.
- Die Schädelknickungstypen und ihre funktionelle Bezogenheit bei den Glires. Verh. Zool. Ges. Frankfurt a. M. 1958 (1959) 269–276.
- Freye, H.-A., G. Gaffrey, Th. Haltenorth, D. Müller-Using und H. Pohle: Die deutschen Namen der deutschen Säugetiere. Säugetierkdl. Mitt. **IV**, 4 (1956) 171–174.
- Friant, M.: Recherches sur les caractères osteologiques des Castoridés (*Steneofiber*, *Castor*). Arch. Mus. Hist. nat. Paris **14** (6) (1937) 105–124.

- Ganzer, H.: Über die Bewegungsbahn des Unterkiefers, insbesondere beim Menschen und bei den Nagetieren. SB. Ges. naturf. Fr. Berlin (1908) 156 bis 164.
- Giebel, C. G.: Beiträge zur Osteologie der Nagethiere, Berlin 1857.
- Die Öffnung im Jochfortsatz des Nagethierschädels. Z. ges. Naturw. **25** (1865) 427–432.
- Goethe, J. W. von: Gesammelte Werke. Bd. XVI der Insel-Ausgabe, Naturwissenschaftliche Schriften Bd. 1, Leipzig, 1796.
- Göhre, K.: Bestimmung des Kräfteinsatzes und der Arbeitsleistung des Bibers (*Castor fiber* L.) beim Holzfällen. Arch. Forstw. **3**, 1/2 (1954) 82–89.
- Gould, H. N., and F. B. Kreeger: The skull of the Louisiana Mouskrat (*Ondatra zibethica rivalicia* BANGS); 1. The skull in advanced age. J. Mammal. **29** (1948) 138–150.
- Herold, W.: Über die Härte der Nagezähne der Wanderratte und einiger anderer Nager. Anz. Schädlingssk. **XXIII** (1950) 145–148.
- Hinsche, G.: Funktionskritische Zonen am Wirbeltierkörper. Zool. Anz. **145**, 7/8 (1950) 170–180.
- Hinze, G.: Der Biber (Körperbau und Lebensweise, Verbreitung und Geschichte). Berlin 1950.
- Hofer, H.: Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels, besonders über den der Spechte und Steiþhühner. Zool. Jb. Anat. **69** (1948) 1–158.
- Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. Verh. anat. Ges. Marburg, Erg.-H. zum 99. Bd. des Anat. Anz. (1952) 102–113.
- Über Gehirn und Schädel von *Megaladapsis edwardsi* G. Grandidier (Lemuroidea), nebst Bemerkungen über einige aiorhynche Säugerschädel und die Stirnhöhlenfrage. Z. wiss. Zool. **157**, 3/4 (1953) 220–284.
- Die cranio-cerebrale Topographie bei den Affen und ihre Bedeutung für die menschliche Schädelform. Homo **5**, 2–4 (1954) 52–72.
- Hubrecht, A. A. W.: Die Säugetierontogenese in ihrer Bedeutung für die Phylogenese der Wirbeltiere. Jena 1909.
- Husson, A. M.: On the foramen magnum occipitale and some other skull-measurements of *Cricetus cricetus canescens* Nehring with respect to sexual dimorphism. I. Proc. Kon. Ned. Ak. van Wetensch., Ser. C, **56** (1953) 609–630.
- Kasjanenko, W. G.: Einige Gedanken zum Inhalt der funktionellen Morphologie. (Übers. aus Russ.) Sowjetw., Naturw. Beitr. Heft **9** (1957) 882–895.
- Keilbach, R.: Vergleichend-anatomische Studien über die Säugernase mit besonderer Berücksichtigung des Knorpelskelettes. Wiss. Z. Univ. Greifswald, Math.-Nat. **III**/4–5 (1954) 201–244.
- Klaauw, C. J. van der: Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. Arch. Néerl. Zool. **IX** (1948–1952) 1–559.
- Klapperstück, J.: Vergleichend anatomische Untersuchungen am Achsen- und Extremitätenskelett von *Myocastor coypus* Mol. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. **V**/2 (1955) 251–274.

- Knese, K. H.: Das Kopfgelenk der aquatilen Säugetiere. *Morph. Jb.* **78** (1936) 314–376.
- Bewegung und Schädelform der schwimmenden Säugetiere. Vortrag 9. Hauptvers. Ges. Säugetierk. *Z. Säugetierk.* **12**, 1 (1937) 4–5.
- Koch, T.: Beiträge zur Anatomie des Sumpfbibers (*Nutria*). Leipzig 1953.
- Kollmann, J.: Varianten am Os occipitale, besonders in der Umgebung des Foramen occipitale magnum. *Anat. Anz. Erg.-H. zum XXVII. Bd.* (1905) 231–236.
- Krumbiegel, J.: Biologie der Säugetiere. Bd. I (1954), do. Bd. II. Krefeld 1955.
- Kühn, A.: Anton Dohrn und die Zoologie seiner Zeit. *Pubbl. Staz. zool. Napoli Suppl.*, 205 pp. (1950).
- Kummer, B.: Untersuchungen über die Entstehung der Schädelbasisform bei Mensch und Primaten. *Verh. anat. Ges. Marburg, Erg.-H. zum 99. Bd. des Anat. Anz.* (1952) 122–126.
- Lang, Ch. Th.: Über die Ontogenie der Knickungsverhältnisse beim Vogelschädel. *Verh. anat. Ges. Marburg, Erg.-H. zum 99. Bd. des Anat. Anz.* (1952) 127–136.
- Lebedkin, S.: Über die Lage des Canalis semicircularis lateralis bei Säugern. *Anat. Anz.* **58** (1924) 449–460.
- Leche, W.: Über Beziehungen zwischen Gehirn und Schädel bei den Affen. *Zool. Jb. Suppl.* **15**, 2. Bd. Spengel-Festschrift (1912) 1–106.
- Leighton, A. H.: Notes on the relations of Beavers to one another and to the Muskrat. *J. Mammal.* **14** (1933) 27–35.
- Marinelli, W.: Grundriß einer funktionellen Analyse des Tetrapoden-schädels. 1. Mitteilung. *Palaebiol. Wien* **2** (1929) 128–141.
- Martin, W.: Visceral and osteological Anatomy of the Coypus (*Myopotamus Cuypus*, Comm.). *Proc. zool. Soc. London* **III** (1835) 173–182.
- Mead, C. S.: Adaptive modifications of occipital condyles in Mammalia. *Amer. Nat.* **40** (1906) 475–483.
- Meinertz, Th.: Das oberflächliche Facialisgebiet der Nager. *Zool. Jb. Anat.* **67** (1942) 119–270.
- Mertens, R., und H. Wermuth: Die rezenten Schildkröten, Krokodile und Brückenechsen. *Zool. Jb. Syst.* **83**, 5 (1955) 323–440.
- Mollison, Th.: Hohlräummessung und Volumenbestimmung. *Anthrop. Anz.* **8** (1932) 290–294.
- Müller, A.: Die Kaumuskulatur des *Hydrochoerus capybara* und ihre Bedeutung für die Formgestaltung des Schädels. *Morph. Jb.* **72** (1933) 1–59.
- Müller, G.: Beiträge zur Anatomie der Bisamratte (*Ondatra zibethica*). *Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.* **II/5** (1953) 817–865.
- Nehring, A.: Länge und Lage der Schneidezahnalveolen bei den wichtigsten Nagethieren. *Z. ges. Naturw.* **XLV** (1875) 217–239.
- Olson, E. C.: Cranial foramina of North American beavers. *J. Palaeont.* **14**, 5 (1940) 495–501.
- Paulli, S.: Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren. *Morph. Jb.* **28** (1900) 147–251 und 483–562.

- Pearson, K.: On the fundamental conceptions of biology. *Biometrika* 1 (1902) 320–344.
- Pucek, Z.: Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Schädels im Lebenszyklus von *Sorex araneus araneus* L. *Ann. Univ. Lublin-Polonia* IX, 4 (1955) 163–211.
- Quay, W. B.: The Anatomy of the Diasternal Palate in Microtine Rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool. Michigan* 86 (1954) 41 pp.
- Quiring, D. P.: Functional Anatomy of the Vertebrates. New York, Toronto, London 1950.
- Rajki, B.: Die Technik des Sportschwimmers. Berlin – Budapest 1956.
- Romer, A. S.: The Vertebrate Body. 2. Aufl. Philadelphia-London 1955.
- Sauser, G.: Manifestation der Occipitalplatte an einem menschlichen Schädel. *Z. Anat. Entw. gesch.* 102 (1933) 50–56.
- Schreiber, H.: Untersuchungen über die Fascialismuskulatur einiger Nager. *Morph. Jb.* 62, Maurer-Festschrift (1929) 243–318.
- Selenka, E.: Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. 6. Heft, Menschenaffen. Studien über Entwicklung und Schädelbau. I. Rassen, Schädel und Bezahnung des Orang-Utan (1898) Do. 7. Heft. II. Schädel des Gorilla und Schimpansen. III. Entwicklung des Gibbon (*Hylobates* und *Siamanga*). Wiesbaden 1899.
- Sewertzoff, A. N.: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena 1931.
- Stadtmüller, F.: Kraniaum und Visceralskelett der Säugetiere. In *Handb. vgl. Anat. d. Wirbelt.* IV (1936) 839–1016.
- Starck, D.: Form und Formbildung der Schädelbasis bei Chiropteren. *Verh. anat. Ges. Marburg, Erg.-H. zum 99. Bd. des Anat. Anz.* (1952) 114 bis 121.
- Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels. *Z. wiss. Zool.* 157 (1953) 169–219.
- Embryologie. Ein Lehrbuch auf allgemein-biologischer Grundlage. Stuttgart 1955.
- Starck, D., und H. Wehrli: Die Kaumuskulatur von *Marmota marmota* L. *Z. Säugetierk.* 10 (1935) 33–38.
- Stirton, R. A.: A Review of the tertiary beavers. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 23 (1935) 391–458.
- Stöcker, L.: Trigemini-muskulatur und Kiefergelenk von *Elephas maximus* L. *Morph. Jb.* 98, 1 (1937) 35–76.
- Swetlow, P. G.: Über die primäre Heteronomie im Aufbau des Körpers der Wirbeltiere. (Russ.) *Arch. Anat. Histol. Embryol. (Leningrad)* XXXIV, 2 (1957) 3–22.
- Taylor, W. T., and R. J. Weber: Functional Mammalian Anatomy (with special reference to the cat). Toronto, New York, London 1951.
- Tischendorf, F.: Zur Frage der Manifestation des Occipitalwirbels beim Menschen. *Anat. Anz.* 102, 9/14 (1955) 217–223.
- Tullberg, T.: Über das System der Nagetiere. Eine phylogenetische Studie. *Nova Acta Reg. Soc. Upsal., Serie III*, 18 (1899) 1–514.
- Tullio, P.: Das Ohr und die Entstehung der Sprache. Berlin-Wien 1929.

- Veit, O.: Über das Problem Wirbeltierkopf. Kempen 1947.
- Virchow, R.: Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes im gesunden und krankhaften Zustand. Berlin 1857.
- Voss, H.: Ein neues Verfahren zur Bestimmung der Schädelkapazität, insbesondere bei kleinen Tieren. Anat. Anz. **80** (1935) 44—46.
- Weber, M.: Die Säugetiere Bd. I (1927); do. Bd. II (1928).
- Wermel, J.: Untersuchungen über die Kinetogenese und ihre Bedeutung in der onto- und phylogenetischen Entwicklung (Experimente und Vergleichen an Wirbeltierextremitäten). I. Einleitung, Veränderungen der Länge der Knochen. Morph. Jb. **74** (1934) 143—169.
- Zygankow, D. S.: Eine Methode zur Bestimmung des Alters und der Lebensdauer der Ondatra (*Fiber zibethicus* L.). (Russ.) Zool. Journ. Moskau **34** (1955) 640—651.

Doz. Dr. H.-A. Freye,
Halle (Saale), Zoologisches Institut, Domplatz 4

Das Os interparietale als integrierender Bestandteil der Säuger- und Theromorphenschädel

Von

R. N. Wegner

Mit 36 Figuren auf 6 Tafeln und 19 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 8. April 1959)

Als Os interparietale bezeichnet man seit langem einen gesondert auftretenden Knochenkern, der zwischen dem caudalen Ende der sagittalen Interparietalnaht liegt. Der Name wurde von Geoffroy Saint-Hilaire (Etampes 1772—1844 Paris) 1823 geprägt. Ehe man diese sachlich-topographische, heute allgemein gebrauchte und, wo noch nicht, so zu empfehlende Bezeichnung anwandte, kannte man diesen Knochen schon lange aus der Osteologie des Menschen. Trotz seines relativ seltenen Vorkommens bei demselben hat er eine sehr verschiedene Beachtung, Deutung und Benennung gefunden. Wohl zuerst gekannt (1564) und später abgezeichnet hat ihn beim Menschen in einer charakteristisch dreiseitigen Form Bartolomeo Eustachio (San Severino Marche 1524 — August 1574 auf einer Reise nach Fossombrone), aber seine Tafeln wurden erst 1714 veröffentlicht. Das Os interparietale ist in der von Albinus besorgten Ausgabe der Eustachischen Tafeln von 1744 auf Tabula 46, Figur VIII, wiedergegeben. Erwähnt hat derartige Zwischennahtknochen sodann Johann Günter aus Andernach (Andernach 1505 — 4. 10. 1574 Strassburg), 1571, aber nicht abgebildet. So gebührt das Verdienst der ersten Veröffentlichung einer guten Abbildung beim Menschen Pieter Paaw (Amsterdam 2. 8. 1564 — 1. 8. 1617) in seinen *Primitiae anatomicae de humani corporis ossibus*, Lugduni Batavorum 1615. Auf Seite 31 und 44 dieses mit ausgezeichnet genau gestochenen Abbildungen versehenen Werkes ist dieses Knochengebilde sehr gewissenhaft als zwei symmetrische Verknöcherungen gezeichnet, nicht als Einzelstück, wie es öfter vorkommt und Eustachio vorlag und als *Particulae osseae peculiaribus circumscriptae suturis* bezeichnet wurde. Abgesehen von dieser Abbildung

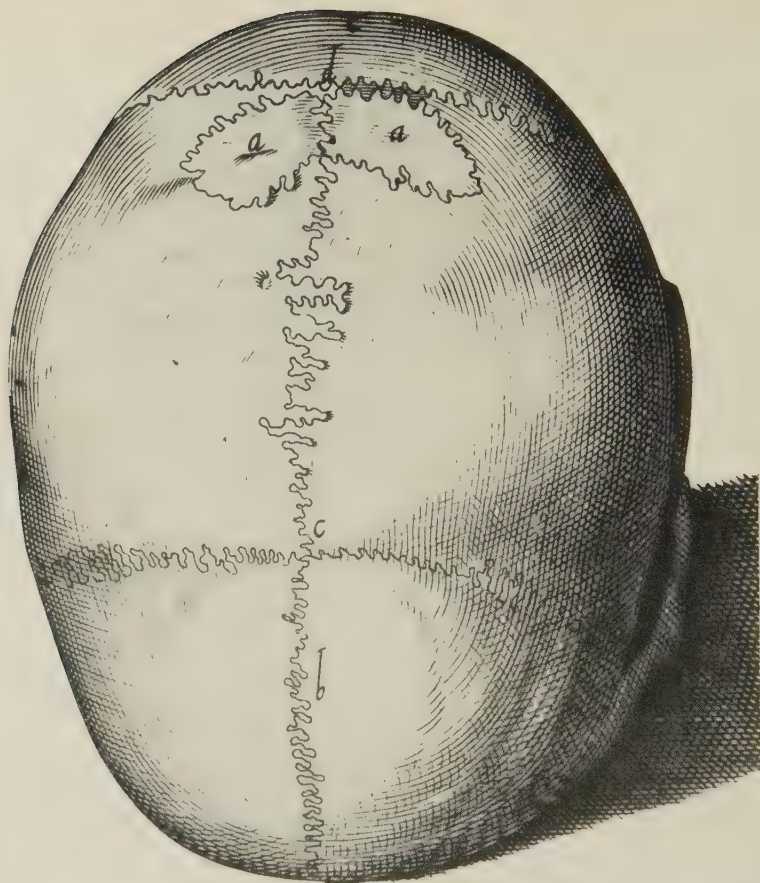


Abb. 1. Erste Wiedergabe der Ossa interparietalia beim Menschen nach Pieter Paaw (Amsterdam 2. 8. 1564—1. 8. 1617) *Primitiae anatomicae de humani corporis ossibus*. Lugduni Batavorum 1615, pag. 31 und 44, als „*Particulae osseae, peculiaribus circumscriptae suturis*“ bezeichnet, a.a. ossa intermedia sutura sagittalis, q = s. metopica frontalis, p-bregma, g. os supraoccipitale. Fig. in nat. Größe d. Originalabbildung wiedergegeben.

hatte Bartholinus dem gleichen Knochenstück den Namen *Os Wormianum* zu Ehren von Ole Worm (Aarhus 13. 5. 1558 — 31. 8. 1654 Kopenhagen) verliehen. Worm hatte diesen Knochen im Jahre 1628 an einem Kadaver gesehen und in seinen Briefen vom 18. April 1640 und 6. April 1643 von mehreren Schädeln beschrieben. Es ist kein Zufall, daß sich diese Bezeichnung des interparietalen Schaltknochens an den Namen eines Schöpfers hervorragender Sammlungen knüpfte, denn nur umfangreiche Sammlungen konnten Hinweise auf das immer wieder einmal erfolgende Auftreten dieses

Knochens liefern. Worm selbst (Ausgabe von 1671) nannte diese Knochen nach ihrer oft dreieckigen Form *ossa triquetra*. Man hat dann die Bezeichnung Wormsche Knochen oder *ossa epectata*, *ossa suturarum* oder *raphogeminantia* auf alle um und an den Parietalia auftretenden Sonderknochen angewandt, ehe man diese weiter zu differenzieren und zu bestimmen lernte. Sandifort (1779) hat dann

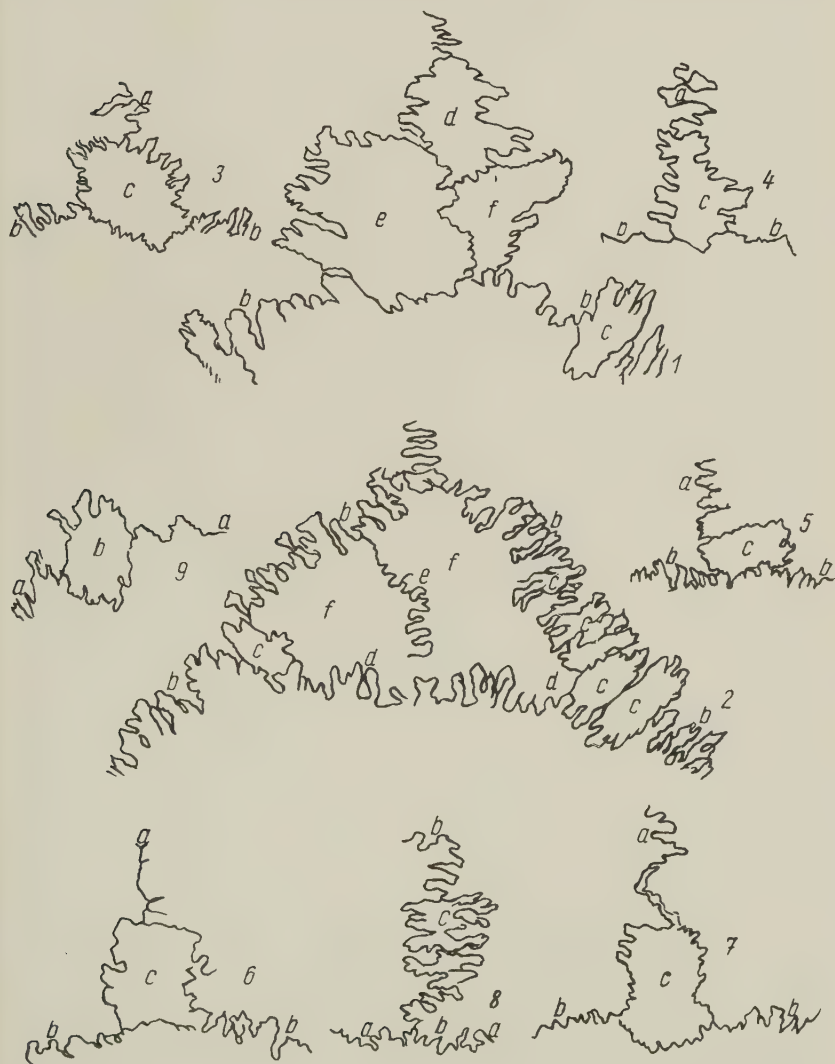


Abb. 2. Darstellung von Interparietalia beim Menschen (Fig. 1—7), Interparietalia medialia (Fig. 1, e u. f), Interparietalia lateralia (= Tabularia) (Fig. 1, c) und Praeparietale (Fig. 1, d) und eines Centroparietale (Fig. 8) bei Sandifort (1779, Tafel IX).

eine Übersicht über die älteren Schriften, die Nahtknochen am Parietale des Menschen erwähnen, gegeben und eigene Befunde auf einer Tafel (Abb. 2) gebracht. Schon die bis dahin veröffentlichte Literatur würde eine längere platzraubende Zusammenstellung erfordern. Das Vorurteil, daß das Os interparietale ein bloßer Schalt- oder Nahtknochen, gewissermaßen nur eine Zufallsbildung, eine anormale oder sporadische Variation sei, ist über 250 Jahre an ihm haften geblieben.

Als Johann Jakob von Tschudi (Glarus 25.7.1818 — 8.10.1889 Jacobshof, Niederösterreich) vor rund 100 Jahren entsprechende Knochenbildungen besonders häufig an Schädeln aus Gräberfunden an der peruanischen Küste beschrieb (1844, 1851), gab er ihnen den Namen *Os incae*. Da man aber den in Frage stehenden Knochen bald bei allen Menschenrassen fand, wurde eine nur für eine Einzelrasse bestimmte Bezeichnung für den allgemeinen Gebrauch in der Osteologie bald als ganz ungeeignet beiseite gelassen. Schon seit etwa 200 Jahren hat man beim adulten Menschen Vorkommen desselben als besondere, auffallende Einzelbildungen, solange man nicht über einen größeren Überblick verfügte, registriert, merkwürdigerweise aber von Kinderschädeln, wo häufiger auftretend, kaum abgebildet. Es erschien mir müßig, alle solche Einzelfälle, die bei allen Rassen auftreten können, in einem langen Verzeichnis aufzuzählen. Bei Le Double (1903) findet man eine lückenhafte Aufzählung vieler Beispiele und der Autoren, die sie beschrieben. Er will allerdings das hintere, meist größere, am Os supraoccipitale haftende, besondere Knochenstück als os interparietale, von den vorderen Stücken, dem os resp. ossa praeinterparietalia in der sagittalen Interparietalnaht als verschiedene Gebilde nicht nur trennen, sondern als andersartige Gebilde abweichender Herkunft behandelt wissen. Von dem Vorurteil, daß das Os interparietale ein bloßer Schaltknochen, gewissermaßen eine Zufallsbildung sei, haben ihn auch diese Autoren noch nicht entkleidet. Soviel zur Vorgeschichte des Interparietale beim Menschen.

Embryologisch und bei Neugeborenen hat man diese Knochenkerne ebenso seit langem eingehend beim Menschen und gründlich bei einigen Haustieren untersucht. Die lange Reihe daraus resultierender Untersuchungen hat bei vielen Formen das Interparietale embryologisch festzustellen vermocht. Gaupp (1906) hat in seinem Abschnitt „Entwicklung des Kopfskelettes“ in Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der

Wirbeltiere (1906, S. 848–849) die damaligen Ergebnisse über das Interparietale kurz zusammengefaßt. Auf Seite 849 schließt er seine Zusammenstellung mit der Bemerkung: „Das Interparietale ist ein typisches Skelettstück des Säugerschädels.“ Das große Handbuch von de Beer über die Entwicklung des Wirbeltierschädels (1937, S. 443) wird gleichwohl dem ständigen Auftreten des Interparietale noch immer nicht gerecht.

Als vergleichend-anatomische Übersicht über das Vorkommen des Interparietale bei Säugern ist die von Meckel (1825, Band II, 2, S. 507–511) zu nennen. Sehr eingehende Angaben bringt vor allem die Zusammenstellung von Leuckardt, die allerdings an ziemlich verborgener Stelle (1841) erschien und die eine sehr wertvolle Aufzeichnung von Fällen mit Os occipito-parietale enthielt, wie er diesen Knochen nannte. Diese Bezeichnung erscheint schon deshalb als ungeeignet, weil das Interparietale zwar überwiegend mit dem Occipitale verschmelzen kann, bei den Ungulaten aber mit den Parietalia. Er gelangte zu diesem Material durch Untersuchung der großen Leidener Zoologischen Sammlung und anderer Museen. Seine Bekanntmachung hatte nur den Nachteil, daß er Schädel von älteren Säugerembryonen und von Jungtieren bis zum Ende des 2. Lebensjahres nicht genügend berücksichtigte und damit noch nicht zu dem hier zu ziehenden Schluß kommen konnte, daß das Interparietale ein ständiger Bestandteil des Säugerschädels ist, der aus verschiedenen Gründen eine frühe Synostose mit Nachbarknochen eingeht (Abb. 3). Es folgen Giebels Säugetiere (1874, pag. 35 bis 58).

Sodann hat man ihn neben vergleichend-anatomischen auch phylogenetischen Betrachtungen unterzogen und seine Herkunft, aus jederseits zwei Knochenkernen, dem Postparietale und Tabulare (Epioticum), festzustellen versucht (Huene, 1912, Broili, 1917). Damit wurde durch die vergleichende Anatomie und Palaeontologie und das durch sie immer größer anwachsende Material endlich einer Anschauung zum Siege verholfen, die heute als die alleingültige zu achten ist: sie sieht im Os interparietale einen alten integrierenden Bestandteil der Säuger- und Theromorphenschädel.

Seltsamerweise hat man sich weniger um das weitere postnatale Schicksal des Interparietale bei den rezenten Säugetieren gekümmert. Heute steht fest, daß es bei allen rezenten Ordnungen der

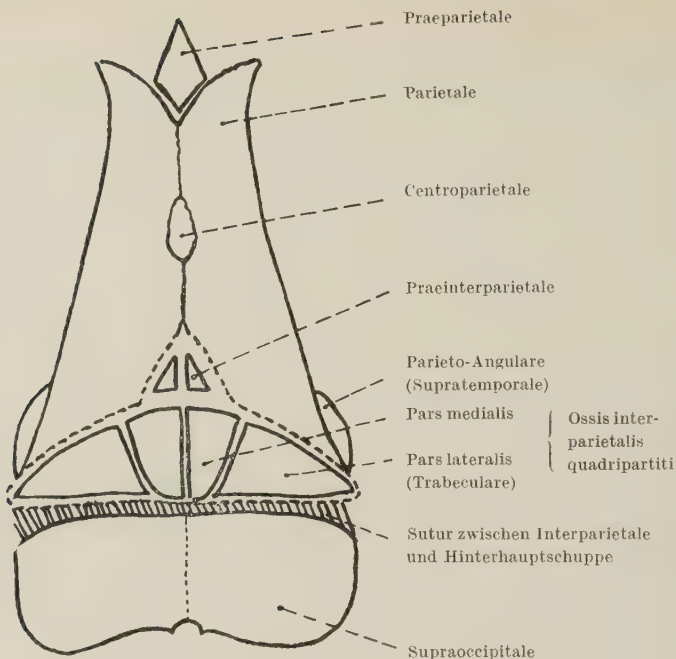


Abb. 3. Schematische Darstellung der Parietalia.

Säugetiere vorkommen kann, aber verschieden häufig innerhalb derselben und wechselnd in den Altersstufen, in denen es auftritt. In einzelnen Familien ist es in der Jugendzeit stets zu finden, in anderen nahe verwandten selten, weil häufig frühzeitig mit den Nachbarknochen, am meisten mit dem Supraoccipitale, bei anderen mit den Parietalia, verschmolzen. Abbildungen sind wenig in der Literatur zu finden. Weber, Säugetiere (1928), Band 2, gibt eine solche nur auf Seite 243, Abb. 156, von *Jaculus* (= *Dipus*) und Seite 244, Abb. 157, eine ähnliche, auch sehr kennzeichnende Form mit hakenförmigen Seitenfortsätzen von *Pedetes caffer*. Zahlreicher waren solche Abbildungen bereits früher in dem Tafelband von Giebel (1874) zu finden.

Dieser Knochen befindet sich heute bei den höheren Placentalia im Zustande der Suppression, meist unter frühzeitiger Verschmelzung mit dem Supraoccipitale, bei den *Ungulaten* mit den Parietalia. Bei den niederen Ordnungen der Säugetiere ist er selten zu übersehen, bei anderen nur unter Beachtung der Jugendzustände zu finden. Die Häufigkeit seines Auftretens ist daher weitgehend

von dem Zeitpunkt der Suppression bei den einzelnen Säugetieren abhängig.

Eine Arbeit sehe ich mich veranlaßt noch anzuführen, weil sie eine völlig abweichende Ansicht äußert. Aichel (1914) geht von seiner Betrachtung der Schuppe des Hinterhauptbeines und der Entstehung dieses Hinterhauptknochens davon aus, den oberen Teil des verschmolzenen Supraoccipitale des Menschen nur als einen genuinen Bestandteil des Supraoccipitale zu betrachten und nicht als einen Bestandteil des mit ihm sekundär verschmolzenen Interparietale. Es ist in der Anatomie sowieso eine oft mißliche Sache, einen Knochen des Schädels nur als Einzelknochen zu behandeln, ohne die Nachbargebilde vergleichend mit in Betracht zu ziehen und ohne die notwendige vergleichend-anatomische weite Ausschau zu halten. Er teilt das Supraoccipitale in eine Ober- und Unterschuppe ein, was an sich richtig ist, aber ohne in Betracht zu ziehen, daß vergleichend-anatomisch nur die Unterschuppe des Supraoccipitale des Menschen dem Supraoccipitale der übrigen Vertebraten entspricht. Der Oberschuppenteil ist, wie in dieser Arbeit ausführlicher behandelt wird, dem Interparietale homolog. Ich gebe, ähnlich wie Aichel (1914), ein Schema (Abb. 3) der in Betracht kommenden Knochen des Säugerhinterschädels, aber mit anderen Bezeichnungen und mit dem ausdrücklichen Hinweis, welche Knochenkerne nicht dem Supraoccipitale, sondern den verschiedenen Teilen der Parietalia angehören. Aichel kommt (1914, S. 38, unter V) zu dem Schluß: „Das Inkabein und seine Varietäten sind abnorme Bildungen am Schädel.“ Wie die vorliegende Schrift zu zeigen versucht, möchte ich erstens die Bezeichnung „Inkabein“ aus der menschlichen Anatomie eliminieren und durch die Bezeichnung Interparietale ersetzt sehen. Ich sehe zweitens in seinem Auftreten beim Menschen, wie heute sehr wohl zu begründen ist, einen Rückschlag auf eine ursprüngliche Bildung, die einst alle primitiven *Mammalia* und die *Theromorphen* besaßen, einen Rückschlag in Ahnenzustände, der innerhalb einer gewissen Variationsbreite, wechselnd nach dem Lebensalter, immer wieder geradezu gesetzmäßig erfolgt und deswegen nicht als eine abnorme Bildung gelten kann. Es fehlte auch noch an einer näheren morphologischen Beschreibung dieses Knochens, wie sie hier über die bloße Feststellung seines Vorkommens an der Hand von Abbildungen versucht wird.

Im allgemeinen hat das Interparietale die Form einer rundlichen oder dreieckigen Knochenplatte mit unregelmäßigem Rand, der

meist durch eine Zackennaht mit den Nachbarknochen verbunden ist. Diese Naht kann außerordentlich geschlängelt, mit zahlreichen Unterzacken verlaufen. Es dient der Bedeckung des Vermis des Kleinhirns, der häufig in eine Grube, Fossa vermiana, auf der Facies cerebialis des Interparietale zu liegen kommt. Neben dieser häufigen Form finden sich aber auch ganz spezielle Gestaltungen, die, wie z. B. bei *Macropus* unter den *Marsupialiern*, kennzeichnend für einzelne Gattungen werden können.

Schon 1809 hat Meckel (S. 48–52) zahlreiche Beispiele für das Vorkommen bei verschiedenen Säugerordnungen, besonders bei den Beuteltieren, gegeben und sich Anschauungen über die Bedeutung des Interparietale, wie sie hier gegeben sind und soweit das zur damaligen Zeit überhaupt möglich war, genähert. Von Meckel werden (1825) bei den Marsupialiern nur *Didelphis* und das Känguruh als Interparietalträger erwähnt. Owen (1866, S. 342) nennt *Macropus*, *Hyposiprymnus*, *Peiaurus*, *Phalanger*, *Myrmecobius* und *Phascolomys*. 1872 (Tafel 54) bildet Owen es bei *Macropus* ab. Ich habe es bei allen Beuteltieren gefunden, sowie ich nur genügend jugendliche Formen zur Beobachtung bekam, was mir leider bei *Perameles* nicht gelang. Bei Formen mit frühzeitiger Gesamt-Synostose aller Schädelknochen, wie bei den Nasenbeutlern, (*Perameles*) ist es naturgemäß schwerer aufzufinden. Es hat bei diesem übrigens eine abweichende Form, es besteht hauptsächlich aus den Seitenteilen, die mit den Tabularia homologisiert werden, während das Mittelstück, das eigentliche Interparietale, zu fehlen scheint. Bei anderen geläufigen *Marsupialier*-Formen, wie *Trichosurus* und *Phascolarctos*, habe ich in der Mehrzahl der Fälle ein selbständig gebliebenes Interparietale auch bei ausgewachsenen Stücken gefunden. Es ist bei *Phascolarctos* vierseitig und ziemlich lang (Tafel 3, Fig. 3), bei *Trichosurus* kleiner und eher dreiseitig mit einer mittleren Erhebung, der Protuberantia vermiana (Tafel 3, Fig. 1). Bei *Phascolarctos* trägt es oben die sich in immer stärkerem Maße hervorprägenden Temporalwülste oder Leisten, die sich zu einer Crista temporalis emporwölben können, ohne daß die lateral davon liegenden Nahtgrenzen des Interparietale zum Parietale zu verschwinden brauchen. Das Interparietale ist als ein für die *Marsupialia* kennzeichnendes, stets aufzufindendes, oft lange bis ins hohe Alter hinein selbständig bleibendes Knochenstück zu bezeichnen. Seine im allgemeinen dreiseitige Form war nur bei *Phascolarctos* eher vierseitig, oft mit verzähnten Knochenrändern. Bei *Macropus*

nimmt es wechselnde Sonderformen an mit oft verlängerten Seitenfortsätzen, von denen ich einige Variationen abbilde (Tafel 5, Fig. 1 bis 4, Seite 416).

Bei *Macropus* (Nr. 1) ist die vordere Ecke des Interparietale abgestumpft, die lateralen Ecken verlängert und nach vorn hakenförmig oder hörnerartig umgekrümmt, bei Nr. 2 und 3 sind sie lateralwärts verkümmert, bei Nr. 4 sind alle Nähte des Parietale stark verzahnt, ganz besonders aber die vordere Verbindungsnaht zwischen dem Interparietale und den hinteren Enden der Parietalia (Processus posteriores ossis parietalis). Die seitlichen Verlängerungen des Interparietale (Processus uncinati os. interparietalis) bilden hier geradezu Klammern für den Zusammenhalt der Parietalia.

Das beständige Bestehenbleiben des selbständigen Interparietale bei den *Marsupialiern* steht in engem Zusammenhang mit der Lage ihres Cerebellum hinter dem Großhirn, das das Kleinhirn in keiner Weise überdacht, sowie zu der Lage des Kleinhirns zu dem Bedeckungsknochen. Im hinteren Teil der Parietalia zeigen die Knochen eine Eindellung, hinter der sich der mittlere Teil des Interparietale buckelförmig zu einer Protuberantia vermiana emporkübelt. Auf der cerebellaren Seite zeigt das Interparietale eine entsprechend tiefe Fossa vermiana (Abb. 4). Ein weiterer Teil des Vermis liegt in einer anschließenden tiefen Ausbuchtung des Supraoccipitale. Mit der Ausbreitung des Großhirns über das Kleinhirn bei den *Placentalia* wird der Bedeckungsknochen über dem Wurm des Kleinhirns entbehrlich und damit die Suppression des Interparietale eingeleitet. Es ist möglich, daß die Verkleinerung der unmittelbar vor dem Großhirn liegenden Riechlappengrube auch noch zum

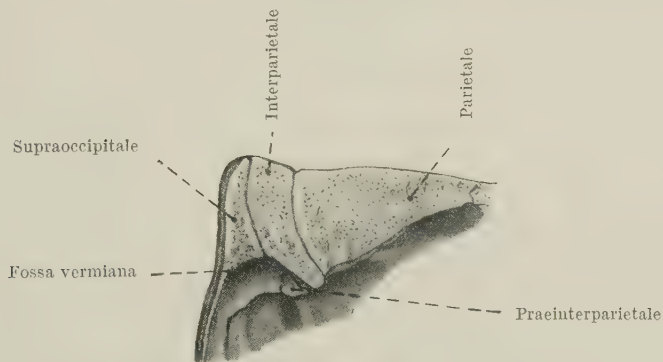


Abb. 4. Hinterhauptfragment eines sagittal durchsägten Schädels (linke Hälfte) von *Wombatus ursinus* Shaw 1800. Natürliche Größe.

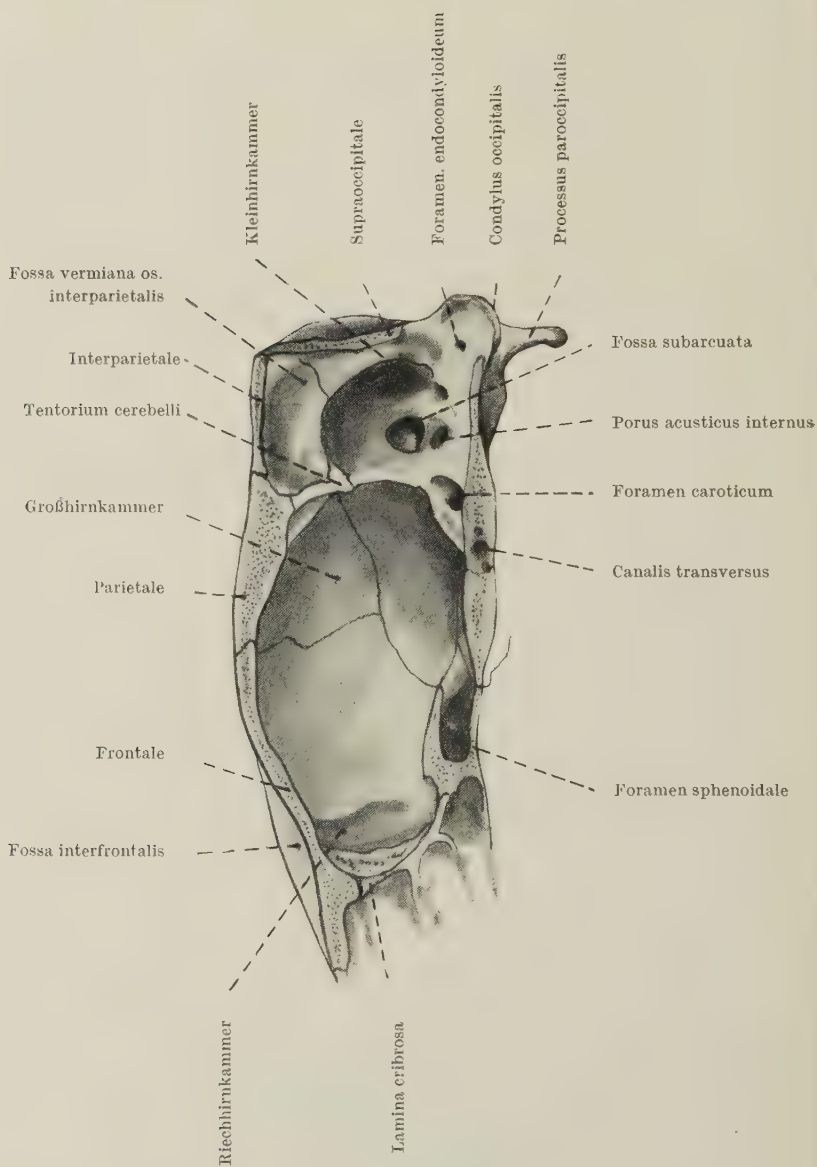


Abb. 5. Sagittaler Längsschnitt durch den Gehirnteil eines Schädels von *Trichosurus Jonstoni*. Abbildung in doppelter Größe.



Abb. 6. Occipitalteil eines Schädels vom Zügel-Känguruh, *Onychogale frenata* Gould 1849 ♀. Mokai-River, Südostaustralien, Col. Wegner mit selbständigen Interparietale und Praeparietale. Natürliche Größe.

Verschwinden des Praeparietale beigetragen hat. Um die Verhältnisse besser zu veranschaulichen, gebe ich einen Sagittalschnitt (Abb. 5) durch einen Schädel von *Trichosurus*, auf welchem die Gruben für die 3 hintereinander liegenden Abschnitte des Gehirns, Riechhirn, Großhirn, Kleinhirn, und die gewölbte Grube für den Vermis deutlich zu erkennen sind.

Während das Os interparietale eine ständige Erscheinung bei den *Marsupialia* ist, habe ich ein zweites, nicht hinter, sondern vor den Parietalia gelegenes Knochenelement, das Praeparietale, nur gelegentlich bei ihnen angetroffen. Es ist ebenfalls gelegentlich bei allen Säugetierordnungen, aber viel seltener zu finden und tritt nur sporadisch auf.

Bei *Macropus billiardieri* Desmarest, dem Rotbauchkänguruh oder auch Sumpfwallaby von den Pelzhändlern in Victoria genannt, fand ich das Praeparietale einmal sehr groß, 10 mm lang und 7 mm breit, beim Zügelkänguruh *Onychogale frenata* Gould 1848, ebenfalls 10 mm lang (Abb. 6), aber nur 3 mm breit, und beim braunen Baumkänguruh (*Dendrolagus inustus* Müller und Schlegel 1842) nur 6 mm lang und 3 mm breit. Wenn ich das Praeparietale bisher nur bei Känguruhs gefunden habe, so wird es sich doch wahrscheinlich bei der Durchmusterung größerer Bestände, als sie mir zur Verfügung stehen, auch noch bei anderen Marsupialia finden. Bei *Dendrolagus* ist beiläufig das Interparietale sehr dick und breit sowie auf der Cerebellarseite von einer tiefen Fossa vermiana ausgehöhlt. Die Spitze des Interparietale ist auf der cerebellaren Seite mehr nach rostral vorgezogen als auf der Außenseite des Schädels. Bei beiden Gattungen der Familie der Wombats habe ich das Interparietale als kleines Dreieck hinter den Parietalia am verdickten Ende des Hinterschädels gefunden. Bei *Phascolomys* ist es häufig auf der cerebellaren Seite länger als außen auf der Schädeldecke, wo es die Parietalia gewissermaßen unterlappen kann. Auf einem Sagittalschnitt sieht es so aus, als ob die Spitze des Interparietale nach unten gekippt sei. Nur das vordere Ende der Fossa vermiana höhlt sich in diese Vorderspitze ein. Bestärkt werde ich in meiner Deutung dadurch, daß unter der Vorderspitze noch ein besonderer kleiner Knochen liegt, den ich als Praeinterparietale deuten möchte. Ich habe das Interparietale bei allen Beuteltieren gefunden, soweit ich genügend jugendliche Formen zur Beobachtung bekam. Bei Formen mit frühzeitiger Gesamtsynostose aller Knochen, wie bei den Nasenbeutlern (*Perameles*), ist es naturgemäß schwerer aufzufinden.

Das Interparietale ist hiernach also ein für die *Marsupialia* sehr kennzeichnendes, stets aufzufindendes, lange Zeit bis ins Alter hinein selbständig bleibendes Knochenstück anzusehen. Seine Form bleibt im allgemeinen ein dreiseitiges Knochenstück, bei *Phacolarctos* meist viereckig, oft mit verzähnelten Knochenrändern, bei *Macropus* nimmt es wechselnd Sonderformen an, von denen ich einige Variationen mit starken seitlichen Fortsätzen abbilde. Jugendliche Stücke des Zügelkänguruhs (*Onychogale frenata*, Gould 1848) boten kennzeichnende Beispiele für das gleichzeitige Vorkommen von Praeparietale und Interparietale. Kleine abirrende Knochenkerne können auch ganz außerhalb des Praeparietale, hinter diesem oder in seiner Nähe zwischen den Parietalia liegen.

Die Parietalia sind bei diesen Formen, im Gegensatz zu vielen anderen Säugern, schmale Gebilde. An ihrem caudalen Rande liegt dann der halbmond- oder sichelförmige, oft einfach dreiseitige Knochen, unser Interparietale, die Processus posteriores der Parietalia umklammernd. Mitunter ist dieser Knochen kleiner als das Praeparietale.

Dem Interparietale kann wieder ein kleiner, spitzer Sonderknochen, das Praeinterparietale, vorgelagert sein, der meist frühzeitig mit dem Hauptstück des Interparietale verschmilzt und dessen weit zwischen die Parietalia vorreichende Spitze bildet. Bei den placentalen Säugetieren kann sich dieses, besonders bei den *Carnivoren*, auch als 2 bilateral symmetrisch auftretende Knochenstücken ausgebildet finden. Bei manchen *Carnivora* ist das Praeinterparietale ein ungewöhnlich langgestreckter, schmaler, einfacher oder gedoppelter Knochen. In der Mitte der Interparietalnaht tauchen außerdem Zwischenknochen, Centroparietalia, auf, einfache oder selten mehrfache Knöchelchen, die aber in ihrer Erscheinung eher den Charakter mehr zufälliger Nahtknochen oder, wie man früher sagte, Wormscher Knochen tragen. Im allgemeinen liegt das normale Vorkommen von Centroparietalia sehr weit zurück in der Stammesgeschichte der Wirbeltiere: Wimmann (1914) beschreibt es bei den *Stegocephalen*. So ist, als Ganzes genommen, das Gebiet der Parietalia ausgesprochen ein Gebiet von Mehrfachknochenkernbildungen, von denen einige eher den Charakter von Zufallsbildungen zeigen mögen, andere aber, wie das eigentliche Interparietale, ganz das Bild einer Rückerinnerung oder eines Rückschlages an eine alte Bildung bei den *Theromorphen* zeigen, die sich ständig bei den Säugetieren, mit Einschluß des Menschen, wiederholt.

Auf die Bedeutung vieler Elemente des *Therapsidenschädels* für den Schädelbau der höheren Säugetiere hat dann Broili (1917) hingewiesen.

Um das vorübergehende Einzelvorkommen eines solchen Knochens im individuellen Leben immer wieder festzustellen, bedarf man einer großen Sammlung von Schädeln von Jungtieren. Nun ist aber bekannt, daß gerade Jungtierschädel, selbst in den großen osteologischen Sammlungen, nur verhältnismäßig selten zu finden sind. Meist gehören die Schädel aus Jagdbeuten zu sehr alten Tieren. Dazu kommt, daß die Schädel von Jungtieren besondere

Mühehaltung bei der Präparation verlangen, bei der Mazeration sehr leicht auseinanderfallen und gerade eingeschaltete Knochen, wie das Os interparietale, eine besondere Aufmerksamkeit verlangen, um nicht verlorenzugehen oder übersehen zu werden. Es liegen also für die Feststellung eines solchen Knochens sehr ungünstige Verhältnisse in den Sammlungen vor. Embryologische Untersuchungen haben nur feststellen können, daß häufig ein Os interparietale pronatal vorhanden ist, nachher aber in kürzerer oder längerer Zeit durch Verschmelzen mit den Nachbarknochen verschwindet. Aber auch das Fehlen eines embryologischen Nachweises ist durchaus kein Beweis dafür, daß ein selbständiges Os interparietale nicht doch in dem individuellen Entwicklungsgang eines Schädels, und zwar noch verspätet in der Jugendentwicklung auftauchen könnte. Um ein Beispiel für den Zeitwechsel des Auftretens aus der Jugendentwicklung des Extremitätenskeletts zu geben, sei darauf hingewiesen, daß Röntgenaufnahmen bei Reihenuntersuchungen nachgewiesen haben, daß ein Procoracoid an der Scapula eines jugendlichen Menschen immer auftaucht, daß es dann meist noch 2 bis 3 Jahre selbständig bleibt, um dann erst vollständig mit der Scapula in deren Gelenkgrube zu verschmelzen (Lossen-Wegner, 1936). Der Zeitpunkt des ersten Auftretens fällt dabei wechselnd zwischen das 10. und 20. Lebensjahr. Einmal findet dies früher statt, ein andermal tritt das Verschmelzen später innerhalb dieser Jahre ein. Aber immer ist es nur für 2 bis 3 Jahre als selbständiges Knochenstück persistierend, wenn auch zu sehr verschiedener Zeit innerhalb dieses größeren Zeitraumes anzutreffen. Ein derartiges Variieren im Zeitpunkt des Auftretens eines Knochens ist auch an den Knochenkernen bei den Jungschädeln aller Säuger festzustellen.

Wir haben also lernen müssen, daß es auch Knochenkerne gibt, die erst postnatal auftreten, entweder nur während der Jugendzeit oder auch bis in ein erwachsenes Stadium hinein mehr oder minder lange selbständig bleiben, um dann erst mit Nachbarknochen zu verschmelzen. Das kann dann wieder der allgemeinen Synostose der übrigen Schädelknochen voraneilen, wobei die Verknöcherung der Umgrenzungsnähte des Interparietale, z. B. mal mit dem Parietale, mal mit dem Occipitale, vorangeht. Sie können dabei vollständig verschwinden oder noch zarte Nahtspuren hinterlassen, gelegentlich auch noch lange oder zeitlebens selbständig bleiben. Beim Biber (*Castor fiber* Linné 1758) bleiben einmal umgekehrt



Abb. 7. *Castor fiber* Linné 1758. Wittingau in Böhmen. Großes Interparietale.
Natürliche Größe

die Grenznähte seines großen Interparietale lange bestehen, während andere Schädelnähte schon synostosiert sind (Abb. 7). Solche Knochenkerne verdienen oft eine besondere phylogenetische Beachtung. Es ist andererseits wohl möglich, daß solche Knochenkerne während der individuellen Entwicklung, vor allem bei stark spezialisierten Formen, völlig unterdrückt werden, wenn auch selten. Sie sind in ihrem ganzen biologischen Verhalten noch zuwenig erforscht. Unter ihnen sind aber die Ossa interparietalia im phylogenetischen Geschehen von den theromorphen Reptilien bis zu den Säugetieren besonders zu beachten.

Die Autoren betonen — und auch ich konnte dieselbe Beobachtung machen —, daß bei zwei, etwa als gleichaltrig zu schätzenden Jungschädeln das eine Mal ein selbständiges Os interparietale mit aller Deutlichkeit festzustellen war, während bei einem anderen Schädel aus dem gleichen Herkunftsbezirk jede Spur davon fehlte. Hinsichtlich des soeben vom Auftreten des Procoracoids Mitgeteilten kann also das eine Mal der Knochen früher, ein anderes Mal viel später in der individuellen Jugendentwicklung auftauchen. Bei der großen Schnelligkeit, mit der die einzelnen Phasen im Jugendwachstum des Schädels bei vielen Tieren ablaufen können, müßte man also ein sehr großes Material von jugendlichen Schädeln oder Röntgenreihenaufnahmen von Köpfen aller Altersstufen mit nur kleinen Zeitunterschieden in ihrem Alter durchmustern können, um hier zu exakten Feststellungen über die Ständigkeit des Auftretens zu kommen. Vor allem aber ist zu betonen, daß ein Nichtauffinden eines im Zeitpunkt seines Auftretens so variierenden Knochens, wie des Os interparietale, im Einzelfall kein Beweis für ein völliges Nichtauftreten oder gänzlichliches Unterdrücktsein dieses Knochens im Laufe der ganzen Individualentwicklung bei der betreffenden Gattung sein kann. Es braucht embryonal überhaupt noch nicht aufzutreten, um dann bei der betreffenden Gattung erst später in der Jugendzeit zu erscheinen, aber ebenso rasch wieder durch Verschmelzen mit einem Nachbarknochen, oft dem Supraoccipitale, zu verschwinden.

Heute liegt uns jedenfalls der Nachweis vor, daß das Os interparietale bei allen Säugetierordnungen aufzufinden ist. Es ist nicht mehr von Wichtigkeit, ob seine exakte Feststellung bei einer oder der anderen, manchmal nahe verwandten Gattung innerhalb der gleichen Ordnung heute zufällig noch fehlt, wenn es der Beobachtung bisher entgangen ist, weil z. B. zuwenig Jugendstadien davon

bisher vorlagen. Überblicken wir die einzelnen Säugetierordnungen, so fehlt seine sichere Feststellung noch immer bei den *Monotremen*, die zwar in ihrer sonstigen Organisation nach an der Wurzel des Säugetierstammes stehen, viele Anklänge an Reptilien zeigen, aber im Schädelbau ganz einseitig spezialisiert sind. Van Bemmelen bildet 1901, Tafel 32, Fig. 4, ein Parietale mediale und laterale von *Platypus* (= *Ornithorhynchus*) ab. Nach Gregory 1910 soll bei ihm das Parietale mediale dem Interparietale homolog sein. Das ist vollkommen einleuchtend. Leider besitze ich kein Material von so jugendlichen *Platypus*-Schädeln, um dies am Objekt bestätigen zu können. Es ist dann bei allen *Marsupialiern* eigentlich als selbständiges Gebilde in stetem Vorkommen festzustellen. Ich habe es jedenfalls bei allen mir zugänglichen Formen in irgendeinem Stadium der Schädelentwicklung derselben vorgefunden. Bei den *Edentaten* (Tafel 6, Fig. 2, 3) wird seine Feststellung, mit Ausnahme bei den Faultieren, schwieriger, bei den *Myremcophagiden* (Tafel 6, Fig. 2) ist es auch sicher, ebenso bei *Orycteropus* (Tafel 6, Fig. 1). Bei *Manis* habe ich sowohl ein selbständiges Interparietale wie Praeparietale gefunden. Sein ständiges Vorkommen geht dann hinauf bis zu den *Prosimiern* (Tafel 4, Fig. 5, 6), wo es noch relativ häufig gesondert und relativ groß bleibt, und erst bei den höheren Primaten wird es wieder seltener. Aber überall ist es gefunden worden; bei den *Anthropoiden* und beim Menschen ist ja sein Auftreten meist nur als gelegentliche Variation betrachtet worden, aber dort seit jeher Gegenstand vieler Diskussionen und häufiger Abbildungen gewesen.

Eine Auswahl aus leicht zugänglichem Material sei vorangestellt:

Am Schädel eines noch säugenden Kätzchens (*Felis domestica*) (Tafel 1, Fig. 6) oder in einer Reihe von Schädeln des Meerschweinchens (*Cavia cobaya*) (Tafel 1, Fig. 1), des häufigsten Laboratoriumstieres, wird man stets gute Beispiele für ein getrenntes Interparietale finden. Eine Durchmusterung einer Reihe von Schädeln junger Igel wird ebenfalls hier und da schöne Vorkommen von Interparietalia, auch beim erwachsenen Tier, aufweisen. Legt man dazu noch den Schädel eines jüngeren Stückes einer der kleineren Känguruharten (*Macropus* [*Halmaturus*] *benetti* z. B.) (Tafel 5, Fig. 7) und einen Schädel einer der Klippschieferarten (*Hyrax*), so hat man eine gute Demonstrationsreihe (Tafel 1) für das selbständige Os interparietale bei einigen Säugetieren vor sich, wie sie für eine

Vorweisung in der vergleichenden Osteologie notwendig ist. Dazu kann man noch den Schädel eines Altperuaners aus einem der reichen Gräberfelder an der pazifischen Küste legen, die ein Os interparietale tripartitum beim Menschen, bei jugendlichen auch ein Os interparietale quadripartitum zeigen, wobei beim dreigeteilten das Mittelstück die verwachsenen, ursprünglich symmetrisch getrennt gebildeten Ossa interparietalia darstellt, während man die seitlichen als den Ossa tabularia homolog deutet, das viergeteilte also den ursprünglicheren Zustand darstellt.

Hier soll aber bewiesen werden, daß das Os interparietale als nunmehr verschmolzener einheitlicher Einzelknochen bei allen Säugetieren festzustellen oder daß sein Vorkommen in dieser Form wenigstens für kurze Zeit während der Embryonal-, vor allem der Jugendzeit zumindest sehr wahrscheinlich ist. Von *Hyrax* ist es seit langem bekannt. Cuvier (ich zitiere seinen Atlas, Band I, Paris 1836) hat es auf Tafel 64, und zwar sowohl vom jungen als auch von einem ausgewachsenen Exemplar, deutlich abgebildet. Es ist dann von Jäger (1860) ausführlicher beschrieben und dabei in 18 Formen abgebildet worden. Auf Tafel 2, Fig. 6 bis 8, füge ich einige Ergänzungen hinzu. Fig. 7 zeigt, wie weit das Os supraoccipitale zwischen die Processus posteriores des Parietale vorgreifen kann, um mit diesen Fortsätzen die caudale Hälfte des Interparietale zu umfassen. Das Interparietale selbst zeigt hier zwei hintere längere Zacken oder Retinacula, mit denen es in das Supraoccipitale eingreift. Fig. 6 und 7 zeigen ungeteilte Interparietalia. Bei Fig. 6 zeigt das Interparietale ebenfalls zwei hintere längere Zacken oder Retinacula zum Eingreifen in das Supraoccipitale, durch die es jederseits mit dem Interparietale besonders verzahnt ist. Bei Fig. 7 liegen seitlich noch 2 kleine Knochen, welche den Seitenrand des Interparietale mit dem Temporale verbinden. Diese Knochenbildungen dürften den Tabularia gleichzustellen sein. Fig. 8 zeigt ein ungleich geteiltes Interparietale von *Heterohyrax brucei*, Gray. Dem Hauptstück ist linkerseits ein kleineres viereckiges Stück angelagert, das, vergleichend anatomisch gesehen, mehr einem Tabulare entsprechen würde, das dann auf der Gegenseite fehlte oder als mit der rechten Kante des Interparietale verschmolzen anzusehen ist.

Wollte ich besonders bei den höheren *Ungulaten* alle mir bekannten Fälle vom Auftreten eines Interparietale abbilden und die in der Literatur bekannten Abbildungen hinzufügen, so würde das

einen Atlas von beträchtlichem Umfange ergeben. Das erschiene mir, besonders in Anbetracht der morphologischen Gleichartigkeit der Interparietalbildungen, zu belastend für jede Veröffentlichung. Ich begnüge mich daher, aus einzelnen Ordnungen einige typische Fälle abzubilden.

Bei einem Exemplar von *Tragulus javanicus* Osbeck 1765 (Tafel 4, Fig. 2), dem Kantschil mit vollständigem Gebiß, bei dem die

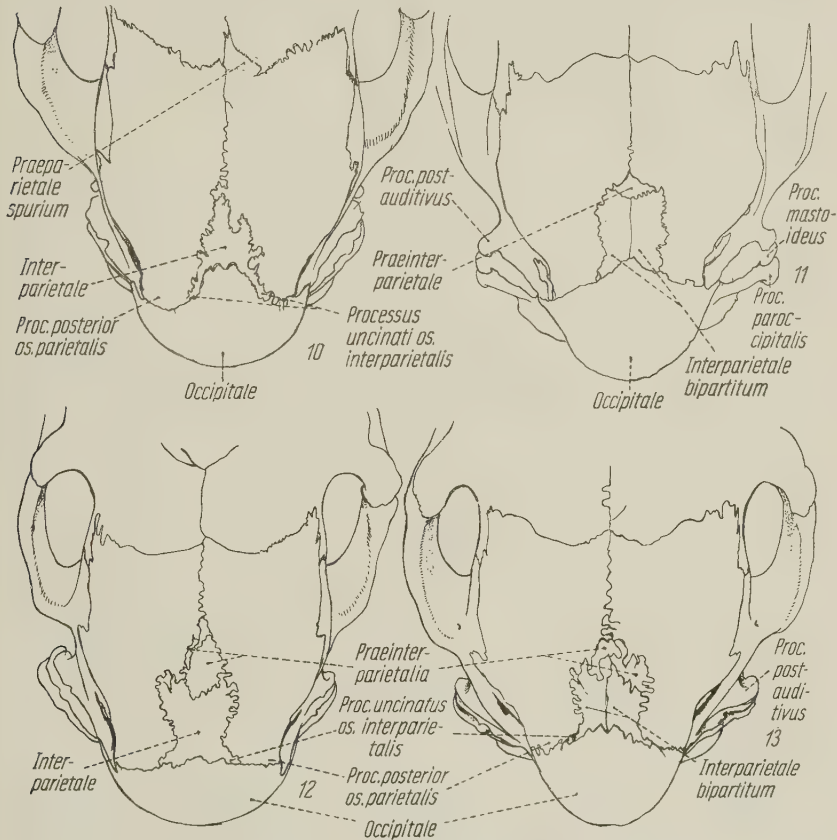


Abb.10-13. Typische Formen von Interparietalia bei Fohlen (*Equus caballus* Linné 1758 juv.).

Abb. 10. Unterteiltes Interparietale mit längeren hakenförmigen Seitenfortsätzen um die Processus posteriores der Parietalia.

Abb. 11. Geteilte Interparietalia mit vorgelagertem ungeteiltem Praeinterparietale.

Abb. 12. Unterteiltes Interparietale mit kürzeren caudalen Seitenfortsätzen und mehrfach geteilten Praeinterparietalia.

Abb. 13. Geteiltes Interparietale mit 2 stark verzackten Praeinterparietalia. $\frac{1}{2}$ natürliche Größe.

Praemolaren mit Einschluß von M_1 ziemlich abgekaut, die Eckzähne aber noch nicht vollständig herausgetreten sind, finde ich ein fast viereckiges Interparietale, auf dem sich in der Mitte eine Crista sagittalis erhebt. Es ist etwa 10 mm breit und nicht ganz 10 mm lang. Der hintere Rand wird von der hochgebauten Hinterhauptschuppe eingefäßt, und nur in der Mitte, wo die Crista sagittalis sich erhebt, beginnt das Supraoccipitale mit dem Interparietale zu verschmelzen. Während bei den *Ungulaten* die Interfrontalnaht fast stets erhalten bleibt, zeigt die Interparietalnaht bei ihnen oft eine weitgehende oder völlige Verschmelzung. Trotzdem kann das Interparietale deutlich getrennt bleiben und sogar eine Interparietalnaht in der Mitte des Interparietale bei in der Sagittalnaht verschmolzenen Parietalia vorhanden sein.

Bei den *Cerviden* ist das Interparietale verschiedentlich beobachtet worden, auch zeigen sie meist die Sagittalnaht zwischen den beiderseitigen Parietalia verschmolzen. Bei den *Ungulaten* verschmilzt das Interparietale stets zuerst mit den Parietalia und nicht mit dem Supraoccipitale. Cuvier (1836, Tabula 160) bildet auf Fig. 2 den Schädel des javanischen *Rhinozeros* mit einem Interparietale und auf Fig. 4 der gleichen Tafel vom afrikanischen zweihörnigen *Dinoceros bicornis* ab. Typische Formen von Interparietalia bei Fohlen gibt Abb. 10 bis 13 (*Equus caballus* Linné juv.): 1. Ungeteiltes Interparietale mit längeren hakenförmigen Seitenfortsätzen um die Processus posteriores der Parietalia (Abb. 10). 2. Geteiltes Interparietale mit vorgelagertem, ungeteiltem Praeinterparietale (Abb. 11). 3. Ungeteiltes Interparietale mit kürzeren caudalen Seitenfortsätzen und mehrfach geteilten Praeinterparietalia (Abb. 12). 4. Geteiltes Interparietale mit 2 stark verzackten Praeinterparietalia (Abb. 13). Zahlreiche andere *Ungulaten* mit Interparietalia ließen sich hier anschließen.

Eine andere Säugerordnung, die sich nach den *Marsupialia* durch das Überwiegen von Vorkommissen persistierender Interparietalia auszeichnet, sind die *Rodentia*. Merrem (178), S. 59, Tafel 2, Fig. 11a) spricht von einem zweiten Knochen des Hinterhauptbeins bei der Hausmaus, der zweifellos ein Interparietale war. Meyer (1800, pag. 15, Fig. 5 und 6) bildet es ebenfalls in seiner Anatomie der Mäuse ab. Fischer (1811) bildet es auf Tabelle 2 von 9 Rodentieren ab. Seitdem sind die Nagetiere diejenige Säugerordnung geblieben, die sich am häufigsten durch das Bestehenbleiben eines selbständigen Interparietale auszeichnet. Selbst bei der erst 1939

entdeckten *Selevinia betpakdalensis* Bashanov et Belesludov 1939 mit merkwürdig zu winzigen Gebilden reduzierten Molaren und mächtigen Paukenbeinblasen ist ein breites Interparietale vorhanden. Weiterhin wird man bei Leuckart (1841) und Giebel (1874) zahlreiche Beispiele von Interparietalia bei den *Rodentia* genannt finden. In der umfangreichen Monographie über das System der Nagetiere von Tullberg (1899–1900) wird man zahlreiche Abbildungen von Interparietalia finden, ohne daß im Text darauf eingegangen wird. Selber habe ich es bei 43 Gattungen aus allen Gruppen der *Rodentia* gefunden, so daß sich die Aufzählung von Gattungsnamen im einzelnen erübrigt. Als Beispiel sei es von *Pedetes caffer* (Tafel 1, Fig. 2), seiner Form wegen, und vom Biber (*Castor fiber* Linné 1758), seiner erheblichen Größe wegen, wo es noch bei alten Tieren selbständig bleibt, abgebildet (Abb. 7). Eine für *Rodentia* abweichende Form des Interparietale findet sich beim kanadischen Baumstachelschwein, dem Urson (*Erethizon dorsatus* Linné), wo das Interparietale sehr lange seitliche, gebogene hintere Fortsätze (Processus uncinati) besitzt, die mit gezackten Nähten die Processus posteriores der Parietalia (Tafel 2, Fig. 3) umklammern, ganz ähnlich, wie wir sie sonst nur von der *Marsupialier*gattung *Macropus* her kennen. Auf der Cerebellarseite weicht der Bau des Interparie-

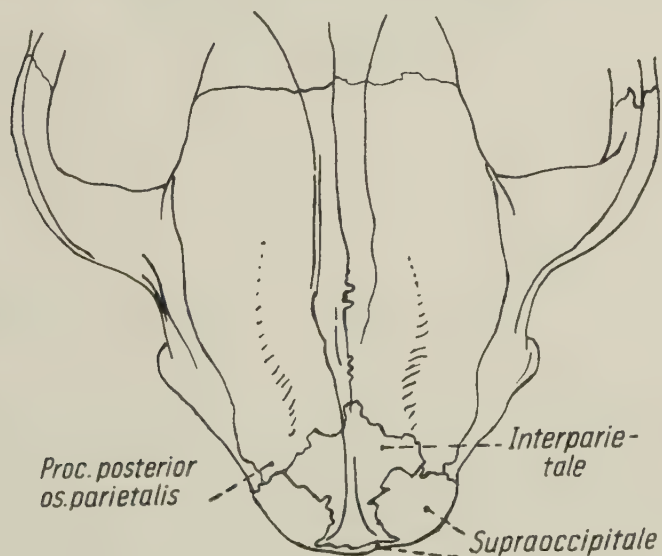


Abb. 8. Interparietale mit zahlreichen Retinaeula beim Ozelot (*Felis pardalis* Linné 1758). Natürliche Größe.

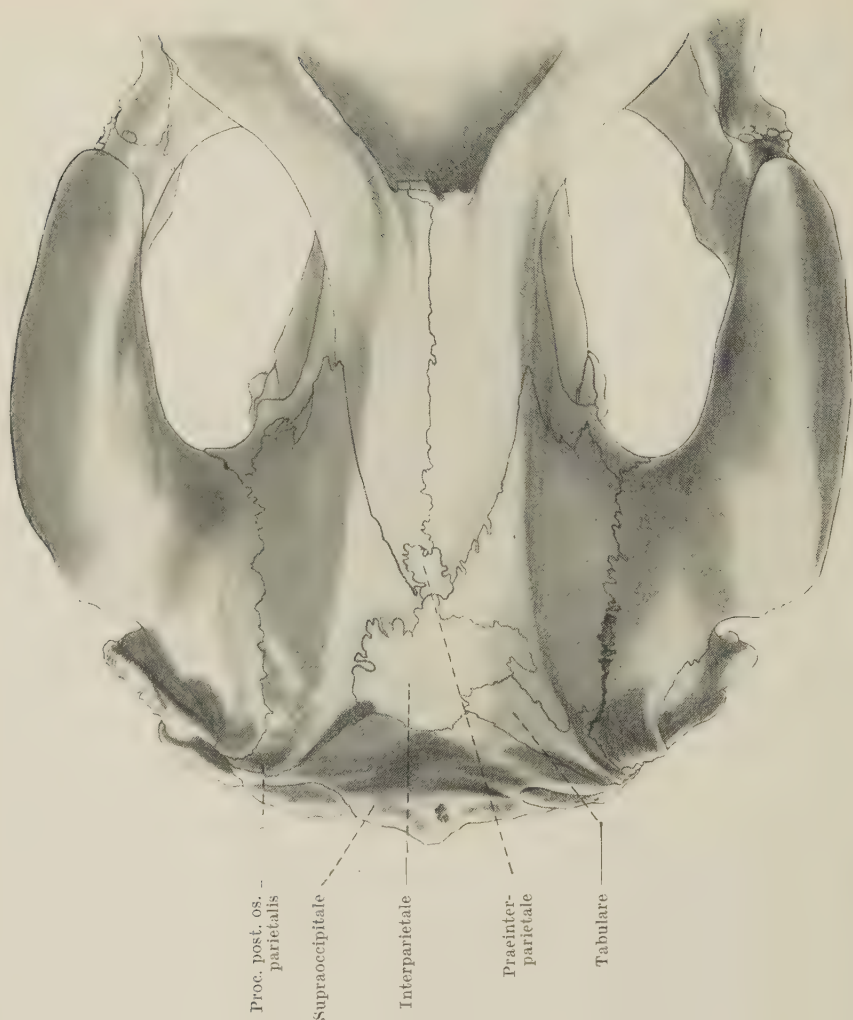


Abb. 9. Großes Interparietale bei *Trichechus* (*Manatus*) *senegalensis* Desmarest 1820.
Westafrikanische Küste. $\frac{1}{2}$ nat. Größe

tale von *Erethizon* von dem bei *Macropus* allerdings ab. Am Vorder-
rand dieser Seite des Interparietale erhebt sich ein dicker Knochen-
wulst als Ansatz des Tentorium, dahinter liegt aber nur ein flaches
Grübchen, eine Fossula praeermiana, während ein tiefer Sulcus
vermianus ganz in das Supraoccipitale eingesenkt ist. Auch bei
Dasyprocta agouti sind lange Processus uncinati am Interparietale
zu beobachten.

Von Insectivora führe ich *Erinaceus*, *Tanrec* (*Centetes*), *Hemicentetes*, *Echinosorex* (*Gymnura*), *Neotetracus*, *Macroscelides*, *Rhynchocyon* (*Microgale* und *Solenodon*) an. Gregory (1910, pag. 243, Fig. 18 A¹ und A²) bildet ein gedoppeltes Interparietale bei einem jugendlichen *Solenodon* ab, bei einem älteren habe ich nur Nahtspuren davon gefunden.

Bei den *Chiroptera* bilde ich einen Fall von *Pteropus* (Tafel 6, Fig. 4) ab, wo es häufig zu finden ist, außerdem ist es von *Vespertilio* unter anderen bekannt. Gerade von den *Chiroptera* fehlt es an jugendlichen Schädeln in den Sammlungen.

Bei den Walen ist es vereinzelt gefunden worden, häufiger bei den Zahnwalen. Kesteven (1941) beschreibt und bildet das Interparietale bei einem *Delphinembryo* ab. Selber fand ich es bei der südamerikanischen *Inia boliviensis*.

Bei den *Sirenia* ist es häufig zu finden. Ich bilde es bei *Trichechus* (*Manatus*) *senegalensis* Desmarest ab (Abb. 9). Von der ausgestorbenen *Rhytina* hat es Brandt (1846—1868, Teil 1, pag. 17 m. 6 Abb. und Teil 2, pag. 12, Taf. II, Fig. 3d) beschrieben und abgebildet.

Von den *Carnivora* ließen sich wieder sehr viele Fälle des Vorkommens von Interparietalia anführen. Bei den *Felidae* kommt es häufig vor. Ich bilde es von *Felis*, *Panthera leo* und *P. onca* ab.

Aus einer größeren Sammlung junger Felidenschädel lassen sich alle die gleichen Variationsformen herausuchen, wie ich sie von den *Marsupialiern*, *Equiden* bis zu den Orangs (Abb. 14—17) abgebildet habe. Auf Tafel 1, Fig. 6, ist das Interparietale einfach dreiseitig mit verlängerten Seitenfortsätzen (*Processus uncinati*) dargestellt. Tafel 2, Fig. 2 und 3, zeigen je ein dreiseitiges Interparietale mit links anhängendem Tabulare von *Panthera onca* und *P. concolor*. Auf Tafel 2, Fig. 4, finden wir ein regelrechtes Os interparietale tripartitum von *Panthera concolor*, wie wir es ganz ähnlich vom Menschen kennen. Auf Abb. 19 ist ein relativ großes Interparietale mit zu Retinacula verzackten Nähten zum Parietale und zum Supraoccipitale von *Felis pardalis* abgebildet. Ich bilde es noch von *Panthera leo* und *Panthera onca* ab (Tafel 2, Fig. 1—4). Bei *Panthera* ist häufig das Interparietale im Laufe der Jugendentwicklung schon frühzeitig mit dem Supraoccipitale verschmolzen, während das Praeinterparietale resp. die Praeinterparietalia viel längere Zeit als selbständige Gebilde bestehen bleiben können.

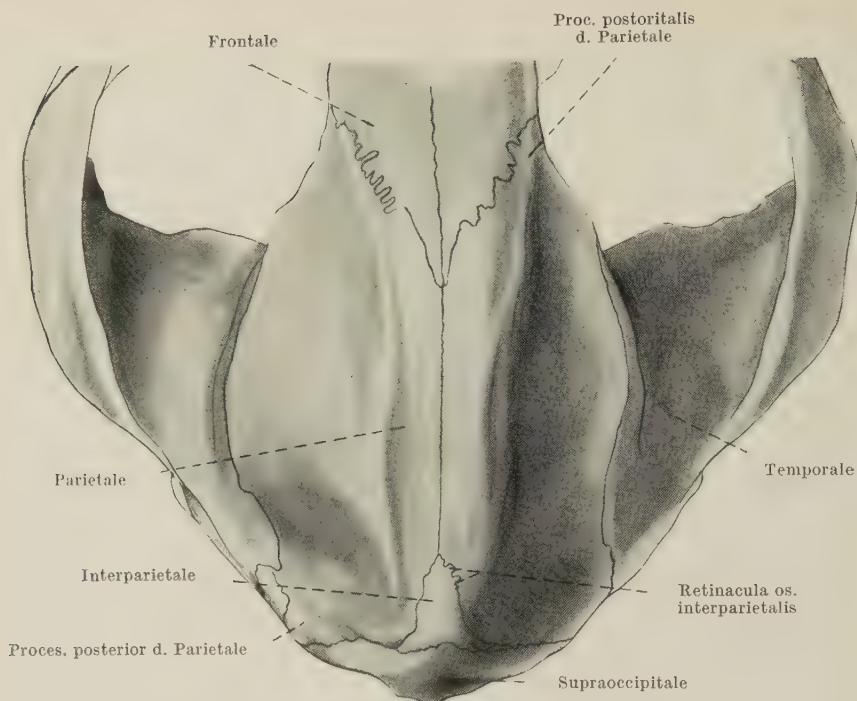


Abb. 18. *Ailuropus melanoleucus* A. Milne Edwards (1851).

Bei den *Canidae* ist es nur bei sehr jugendlichen Exemplaren als schmaler, langgestreckter Knochen, seltener getrennt, zu finden, da es frühzeitig mit dem Supraoccipitale (Tafel 3, Fig. 6) verschmilzt.

Unter den *Ursidae* habe ich es vereinzelt bei allen Gattungen, auch noch bei fast ausgewachsenen Exemplaren, gefunden. Von dem in den Sammlungen noch so seltenen *Ailuropus melanoleucus* bilde ich es in Abb. 8 von einem fast ausgewachsenen Stück ab.

Ziehen wir jetzt die Verhältnisse bei den *Therocephalia* und bei den Säugetieren, insbesondere im Vergleich zu den *Marsupialia*, heran, dann haben wir es bei beiden mit dreierlei zu unterscheidenden Knochen zu tun:

1. Den Interparietalia, ursprünglich zwei Knochenkernen, die am hinteren Ende der Interparietalnaht liegen, und den Postparietalia primitiver Reptilien gleichzusetzen sind. Sie sind bei beiden Gruppen, Säugetieren und *Therocephalia*, ständige und oft auch

umfangreichere Gebilde. Ihnen schließen sich auf beiden Seiten noch zwei seitliche Elemente an, welche mit den Tabularia der Reptilien homologisiert werden. Diese vier Knochen bilden meist einen einheitlich verschmolzenen Komplex, den wir dann als Os interparietale (commune) zusammenfassen, da er bei den höheren Säugetieren, wie den *Therocephalia*, meist als ein Knochenkern zwischen den Parietalia auftritt. Dazu kann in der Ecke zwischen Squamosum, Occipitale und Parietale noch ein weiterer, besonders eingeschalteter Eckknochen (Parieto-angulare) vorkommen, den man meist ebenfalls mit dem Tabulare homologisiert hat, den man aber auch unter der besonderen Bezeichnung Supratemporale abgetrennt findet.

2. Vor der Spitze des Interparietale (commune) findet sich sehr häufig, besonders bei den Säugetieren, z. B. den *Carnivora*, wie schon erwähnt, ein besonderer Spitzknochen, den man als Os praeinterparietale resp. als symmetrisch vorkommende Praeinterparietalia bezeichnet. Es kommen aber sowohl bei den einschlägigen Reptilien aus der Gruppe der *Theromorphen* als auch bei Säugern noch weitere Knochen an der Interparietalnaht vor.
3. Ein in der Mitte der Interparietalnaht gelegener Knochen wird bei Wimann (1914), wie bereits erwähnt, als Centroparietale bezeichnet.

Die Form der an der Vorderspitze der Parietalia gelegenen Knochen der Praeparietalia wird gesondert betrachtet und bezeichnet.

Bei den *Theromorphen* steht das Praeparietale sehr häufig in Beziehung zu dem Foramen pineale oder parietale, dessen vordere Umrandung es bildet. Das Foramen für das Pinealorgan kann auch in der Mitte des Praeparietalknochens liegen. Mit dem Schwinden des Foramen parietale in Verbindung mit der Tiefenverlagerung des zugehörigen Organs durch das Großhirn wird dieses Praeparietale meist supprimiert — und zwar früher als das Interparietale. Es kommt aber ebenfalls bei allen Säugetieren vor, wenn auch sehr viel seltener als das Interparietale. Es kann auch paarig vorkommen (Praeparietalia), und sie sind dann manchmal bei reichlicher Nahtbildung noch durch diese wieder aufgespalten. Sind z. B. Nähte in der Umgrenzung der Interparietalia besonders vielzackig, tiefgeschlängelt mit langgestielten Windungen, wie z. B. häufig beim jungen Orang (*Pongo pygmaeus*) auf Abb. 14 bis 17, so besteht da-

durch eine besondere Tendenz zur Abspaltung kleinster Unterknochen in und an diesen Nähten. Solchen Abspaltungen dürfte aber keine besondere morphologische Bedeutung zukommen. Verwirrend konnte schon wirken, daß das vereinigte Interparietale oder die symmetrisch nebeneinanderliegenden Interparietalia sich nicht als die einzigen Schaltknochen in die sagittale Schädelnaht eingesetzt finden. Ihre Vielfältigkeit wurde ja geradezu die Veranlassung dazu, daß man die in der Interparietalnaht auftretenden Sonderknochen als bloße Schaltknochen ohne grundsätzliche Bedeutung und sogar als pathologische Gebilde ansehen wollte. Da hatte ich bereits, als vor der Spitze des Interparietale liegend, noch den spitzen Knochen, das Praeinterparietale (oder gedoppelte Praeinterparietalia) genannt; es findet sich häufig später im Laufe der Entwicklung mit dem Interparietale verschmolzen, besonders bei *Rodentia* und *Carnivora*, im übrigen bei allen Säugetierordnungen und muß natürlich einem Füll- oder Fontanellknochen im Aussehen nahestehen. Manchmal findet sich mitten in der Interparietalnaht ein sogenanntes Centroparietale; bei den Säugetieren ist es wieder in Fällen langer Nahtaufzackungen eher zu finden; aber auch hier gibt es Vergleichsmöglichkeiten, die selbst das Centroparietale mit entsprechenden Bildungen bei den *Therocephalia* gleichsetzen lassen. Dazu können längs-, selten querverlaufende Nähte die Parietalia teilen. Ihr Vorkommen ist aber sehr viel seltener als das der Inter- und Praeparietalia abtrennenden Nähte. Eine phylogenetische Bedeutung hat sich für die Intraparietalnähte bisher nicht finden lassen, es sei denn, man brächte auch ihr Entstehen in Zusammenhang mit den vorgenannten Sonderknochenkernen der Parietalia. Daß die Parietalia ursprünglich aus mehreren Knochenkernen entstanden, steht nach dem Vorgesagten fest. Von prinzipieller Wichtigkeit scheint es mir nicht zu sein, daß die Interparietalia, wie z. B. bei den *Carnivoren* und *Primaten*, später mit dem Supraoccipitale, statt mit den Parietalia, wie bei den Ungulaten, verschmelzen. Wichtig ist nur, daß sich in der Parietalgegend mehrere Knochenkerne finden. Für gewöhnlich ist der Knochenkern des Interparietale klein, dazu auf dem Wege der völligen Suppression.

Während bei niederen *Mammalia* stets die alte, relativ schmalere Form des Interparietale, wie sie von uralten Vorfahren überkommen ist, zur Anlage benutzt werden wird, vermag das Interparietale bei höheren *Mammalia* mit bedeutender Großhirnentwicklung

auch breitere Knochenkerne zu entwickeln. Die ursprünglich unweit von der Sagittalebene liegende Interparieto-Parietalnaht kann dadurch zu einer, mitten durch die beiden Parietalia — von fast gleicher Größe —, dem Parietale proprium und dem Interparietale verlaufende Naht verschoben werden und ist nunmehr zu einer Intraparietalnaht geworden. Die geteilten Scheitelbeine gehören also m. E. ebenfalls in die Gruppe der Interparietalbildungen.

Die Kenntnis aller dieser Nähte ist wegen der möglichen Verwechslung mit Schädelsprüngen für den Chirurgen nicht ohne praktische Bedeutung. Variationsweise auftretende Nähte sind nämlich stark gezackt und verlaufen nicht gradlinig. Sie liegen auch nicht in der üblichen Richtung von Schädelsprüngen. Ich hoffe, mit diesen Bemerkungen das Problem auf das atavistische Erscheinen uralter Knochenbildungen, die sich jetzt in Suppression befinden, zurückführen zu können.

Ganz neue Aspekte erhielt die Bedeutung des Interparietale, als man es als einen wesentlichen Anteil am Schädel der fossilen *Therapsidae* kennenlernte. Gerade die *Therapsidenschädel* zeigen in ihrem Bau eine Reihe von Stufen, die bei fortgeschrittenen Formen an einen Zustand heranzuführen, wie man ihn bei primitiven Säugetieren erwarten sollte. Zum Vergleich seien hier einige Formen der Unterordnung der *Anomodontia* und *Dicynodontia*, wie *Eurychorhinus boonstrai* Broili und Schroeder 1935 (s. Abb. 19), *Synostocephalus* Broili und Schroeder 1935 und *Lystrosaurus* Cope 1870, genannt. Ist der Durchschnittsforscher dabei auch auf die Durchmusterung von Abbildungen beschränkt, die oft rekonstruktive Einfügungen aufweisen oder, wie in dem Lehrbuch von Romer (1956), Verniedlichungen zeigen, so haben doch weitere Funde, vervollkommnete Präparationsmethoden, auf deren genaue Nahtpräparationen es hier ankommt, geholfen, die Kenntnis dieser Formen zu vervollkommen. Heute steht fest, daß Postparietalia und Tabularia, oft zu einem Interparietale vereinigt, zu den ständigen Bestandteilen des Schädels derartiger *Therocephalia* gehören. Ich lasse solche Beispiele bei den *Therocephalia* beiseite, bei denen der das Interparietale umfassende Knochenkomplex ganz auf die steil aufgerichtete Occipitalwand gerückt ist, sondern benutze Formen zum Vergleich, bei denen die Parietalbildungen auf der Oberseite des Schädels gut zu verfolgen sind (Abb. 9). Von den, den *Amphibien* nahestehenden *Cotylosauriern* an, den *Therapsiden* bis zu den *Mammalia*, hat sich das Interparietale, entstanden aus den Post-

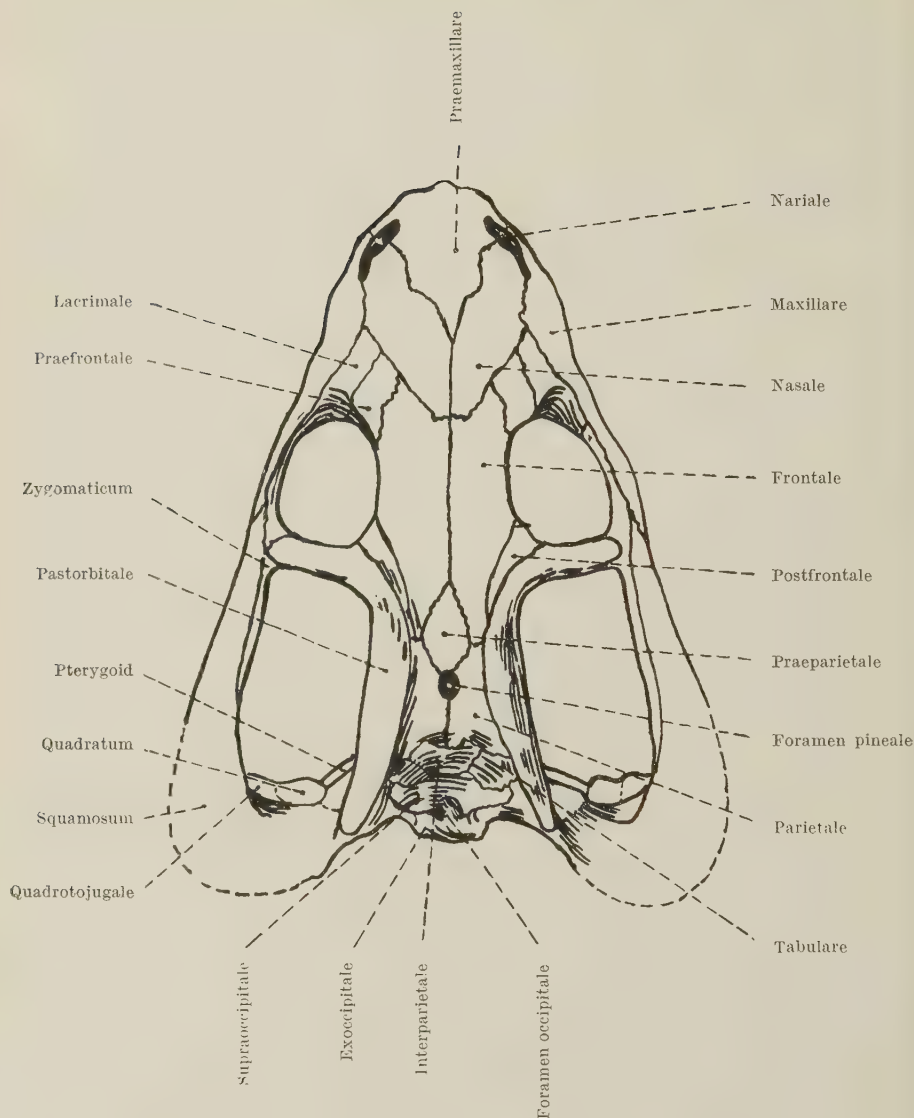


Abb. 19. *Eurychorhinus boonstrai* Broili und Schroeder 1935. Münchener Palaeont.-Sammlung No. 1934 VIII, 27. Karooformation, untere Beaufort-Schichten, Endothiodonzone (oberes Perm). Fundort: Kuilspoort bei Beaufort West, Kap-Provinz Südafrika (Kopie nach Broili-Schroeder 1935 mit z. T. abgeänderten Bezeichnungen). Natürliche GröÙe.

parietalia und Tabularia, als ein integrierender Bestandteil des Schädels erwiesen.

Was die neben dem Os interparietale vorkommenden sagittalen Intraparietalnähte anbelangt, hat von Waldeyer-Hartz (Berlin 1917) eine Zusammenstellung der damaligen Kenntnisse gegeben. Diese Sagittalnähte sind auf das Auftauchen zweier getrennter Knochenkerne des eigentlichen Parietale zurückzuführen. Sie kommen viel seltener vor als ein in sich einheitlich geschlossenes Os interparietale. Sie treten, was sehr bezeichnend ist, nur bei weit gewölbten Schädelkalotten auf. Waldeyer-Hartz hat in zwei Tabellen die Häufigkeit ihres Vorkommens an einem sehr großen Material festgestellt. Ihr Vorkommen beim Menschen ist nach ihm etwa 1:700.

Ich gehe auch nicht auf das sogenannte Os parieto-angulare, einen kleinen Eckknochen zwischen Os parietale, occipitale und Squamosum, näher ein, ein abgesprengtes Stück des Os occipitale, das besonders bei *Lagidium*, *Dasyprocta*, *Octodon*, auch beim jungen Orang u. a. vorkommt. Es ist möglich, daß dieser Knochen als ein dem Tabulare homologes Gebilde zu bestimmen ist. Ich kenne aber Fälle, z. B. beim jungen Orang, wo ein Tabulare und das eben genannte Parieto-Angulare nebeneinander festzustellen sind. Der laterale untere wäre dann eher mit einem Supratemporale zu vergleichen. Von Waldeyer-Hartz (1917) glaubt, bei dem auf Abb. 11 seiner Arbeit abgebildeten jüngeren Orang als Ursache der überzähligen Knochenbildung einen Hydrocephalus annehmen zu können. Dagegen ist einzuwenden:

1. Der in Frage kommende junge Orang zeigt im Vergleich mit einer ganzen Serie gleichaltriger junger Orangs einen relativ kleinen Schädelumfang.
2. Bei einem gleichaltrigen jungen Orang mit guter Interparietalbildung hatte ich vor der Mazeration des Schädels die Schädelkalotte zwecks Herausnahme des Gehirns abgenommen. Am Gehirn war aber keine Spur von Hydrocephalus zu finden, wohl aber knöcherne Interparietalbildungen.
3. Ich habe enorme, ballonartig große Wasserkopfbildungen beim Menschen wie bei Haussäugetieren untersucht und glatte, oft riesige Parietalplatten ohne Nahtzacken und Schaltknochen gefunden. Massenhaft nebeneinanderliegende Knochenplättchen

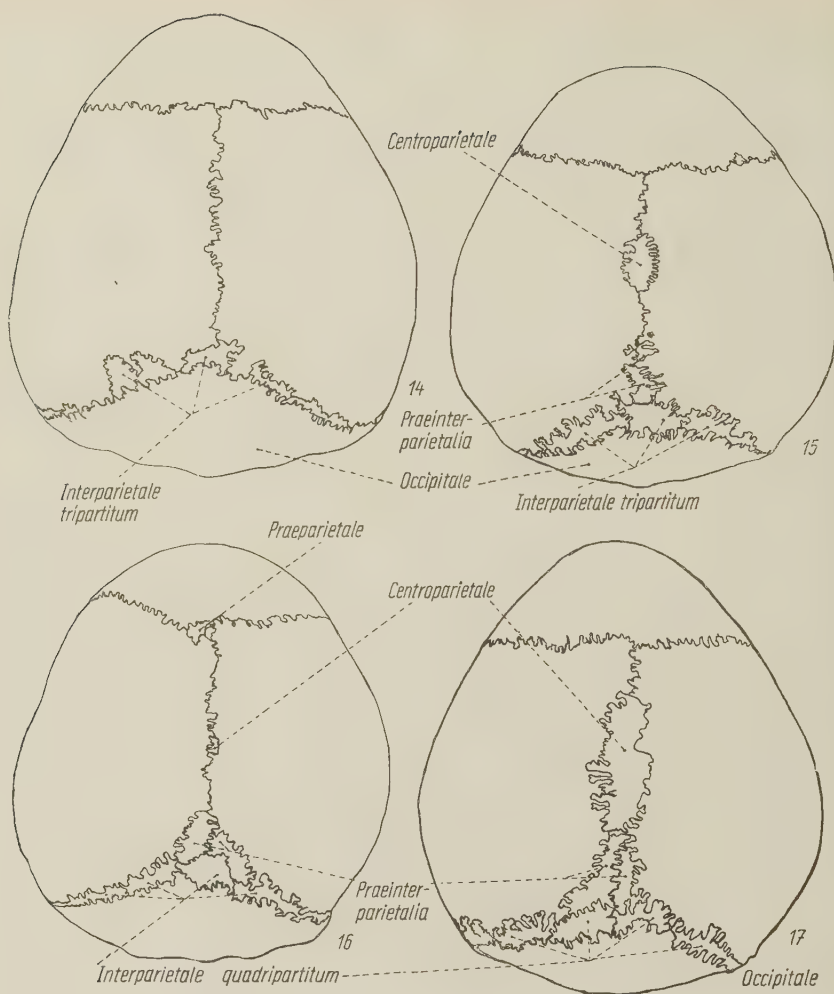


Abb. 14—17. Die Interparietalknochen junger Orangs (*Pongo pygmaeus* Hoppius 1763). Milchgebiß in verschiedenen Varianten. Borneo, Coll. Wegner. $\frac{2}{3}$ natürlicher Größe.

hat man auch bei Hydrocephalus gesehen, die einzeln im Binde-
gewebe entstanden. Sie können nicht zum Vergleich mit dem
Interparietale herangezogen werden.

4. Beispielsweise habe ich an einem Tigerschädel gefunden, daß die
Interparietalplättchen bei weiterer Entwicklung in einen parietal-
en Scheitelkamm noch ohne Nahtverschmelzungen empor-
gehoben werden können.

Beim jungen Orang (4 Fälle) finde ich des öfteren ein sehr verzahntes Interparietale, bestehend aus 2 unregelmäßigen Mittelstücken und 2 langen, quergestreckten, dreiseitigen schmalen Seitenstücken, also ein Os interparietale quadripartitum (Abb. 16 und 17), davor sogar, unbedeutend größer als die interparietalen Mittelstücke, ein gedoppeltes Os praeinterparietale. Inmitten der Interparietalnaht folgt ein winziges Centroparietale (Abb. 16). und ganz vorn an der Coronalnaht ebenso winzig ein gedoppeltes Praeinterparietale.

Bei einem anderen jungen Orang besteht das Interparietale aus 3 Stücken, einem mittleren und breiteren Hauptstück und 2 schmälern, aber längeren Seitenstücken; davor befinden sich 2 nicht nebeneinander, sondern hintereinander liegende Praeinterparietalia (Abb. 15). In der Sagittalnaht liegt noch ein größeres Centroparietale (Abb. 15). Ganz ungewöhnlich stark zerstückelt sind die Einzelteile bei einem 3. Exemplar: an der Lambdanaht liegt ein viergeteiltes Os interparietale quadripartitum, davor 2 hintereinandergeschaltete, gedoppelte Ossa praeinterparietalia, davor liegt ein großes und langes Centroparietale (Abb. 17). Die durch die außerordentlich starke und geschlängelte Verzahnung hervorgerufene Unregelmäßigkeit der Konturen erscheint beim ersten Anblick verwirrend. Eine nähere Analyse läßt aber deutlich alle beim Aufbau des Interparietale möglichen Einzelknochenkerne deutlich voneinander unterscheiden. Bei einem jungen Gorillaschädel im Naturhistorischen Museum in Bukarest sah ich ein größeres Praeparietale.

Ganz ähnliche Bildungen beim Menschen hat Sandifort (1779) auf seiner Tafel IX gegeben, sie finden sich neben breiten Interparietalbildungen (Abb. 2 auf Seite 377).

Es bleibt noch übrig, sich mit einigen Arbeiten zu befassen, welche das Auftreten des Interparietale in Verbindung mit pathologischen Erscheinungen bringen wollten:

Zwei Autoren, die sich wesentlich mit der Frage des Interparietale und der Intraparietalnähte beschäftigt haben, glaubten, die Einflüsse sehr in Betracht ziehen zu müssen, die in Fällen von Hydrocephalie auftreten könnten. Ich glaube, von vornherein dafür eintreten zu müssen, daß atavistische Bildungen, wie das freie Wiederauftreten des Interparietale, nicht durch pathologische Einflüsse hervorgerufen werden. Das schließt nicht aus, daß, wenn die normal vererbte Anlage eines Interparietale vorhanden ist,

es auch in Fällen von Hydrocephalus zu besonderer Ausbildung und im besonderen Maße zum Hervortreten von Spaltnähten zwischen dem eigentlichen Parietale und dem Interparietale und zu noch weiteren Knochenaufspaltungen kommen kann. Schwalbe (1906) hatte ein Schädel vorgelegen, den der Kupferstecher und Lithograph Wilhelm Sander, gest. 22. 8. 1836 zu Öls, auf einer Tafel lithographiert hatte. Sander hat auch für Adolf Otto (Greifswald 1786–1845 Breslau) gearbeitet, in dessen besonderem Forschungsbereich ja solche Fälle, wie dieser Schädel eines Neugeborenen, fielen, der aber als Druckschrift damals nicht zur Veröffentlichung gelangte. Vielleicht entstammt die Lithographie, die Schwalbe wieder abbildet, aber auch aus dem Kreise seiner Schüler. Schwalbe, der die Sandersche Lithographie wieder abbildet (1903, Tafel 19), lag auch der Originalschädel vor. Da, wie ich vorher auseinandergesetzt habe, 2 Knochenkerne jederseits stets dem Parietale angehören, so sehe ich auch in diesem Falle die Trennung in zwei Parietalia jederseits als durchaus zu den Fällen einer Teilung in Interparietale und Parietale gehörig an. Nichts ist so variabel wie die Größenverhältnisse innerhalb eines gewissen Maßverhältnisses, und bei Formen mit großer Gehirnentfaltung unter Verbreiterung, besonders der Parietalia, kann es durchaus möglich sein, daß Parietale und Interparietale variationsweise gleiche Größe erreichen, sowie daß die Intraparietalnähte weiter nichts sind als die Trennungsnähte zwischen einem besonders großen Interparietale und dem eigentlichen Parietale. Von Waldeyer-Hartz (1917, S. 60) scheint durch die Arbeit von Schwalbe beeinflusst gewesen zu sein, wenn er bei dem Fall eines jungen Orang, den er auf Tafel 4 seiner Abbildungen wiedergibt, glaubt, daß auch hier ein sicheres Beispiel von Hydrocephalie vorläge. Ich möchte hier nochmals betonen, daß m. E. Hydrocephalie niemals zu den bedingenden Ursachen für das Auftreten von Interparietalia gehören kann, wenn auch die spätere Größenausbildung des durch Vererbungsfaktoren angelegten Interparietale unter anderem auch durch eine Hydrocephalie beeinflusst werden könnte; aber das wäre natürlich erst eine sekundäre Veränderung, die mit dem Auftreten eines Interparietale an sich nichts zu tun hat.

Ich fasse das Ergebnis meiner Untersuchungen wie folgt zusammen:

Verwirrend wirkt zunächst, daß das Interparietale nicht der einzige eingeschaltete Knochen ist, der sich in der sagittalen

Schädelnaht eingeschoben findet. Da tritt zunächst vor der Spitze des Interparietale noch ein Spitzenknochen, das Praeinterparietale, auf, häufig später mit dem Interparietale verschmolzen und einem sogenannten Fontanellknochen, einem bloßen Einschaltgebilde, näherstehend. Seltener ist bei den Säugetieren das Auftreten eines Praeparietale anzutreffen, welches sich zwischen Frontale und Parietale finden und z. B. auch beim Menschen recht beträchtliche Maße erreichen kann. Gelegentlich war die Interparietalnaht Ort der Bildung zahlreicher Zwischennahtknochen, deren Vorhandensein aber durchaus nicht auf Hydrocephalie hinzuweisen braucht, sie sind Bildungen, die mit vorrückendem Alter sogar in den Scheitelkamm emporgeschoben werden können, wie z. B. beim Tiger. Dazu können längs-, seltener querverlaufende Nähte das Parietale teilen, die sogenannten Intraparietalnähte. Ihr Vorkommen war allerdings seltener als das der Trennungsnähte der Inter- und Praeparietalia. — Eine besondere phylogenetische Bedeutung hat sich für die Intraparietalnähte bisher nicht finden lassen.

Mit der starken Entfaltung des Großhirns wurde der Pinealapparat völlig vom Großhirn überlagert. Nach der Abdrängung des Pinealapparates von der Gehirnoberfläche resp. der Schädeldecke verschwindet zunächst das überflüssig gewordene Foramen pineale im Knochen. Mit seinem Verschwinden steht wohl auch die Suppression des Os praeparietale in Verbindung. Eine Reminiszenz an dasselbe tritt viel seltener als beim Interparietale in Erscheinung, kommt aber noch bei den *Anthropoiden*, auch beim Menschen vor, dabei mitunter von recht beträchtlichem Umfang.

Das caudal an die Parietalia angrenzende Interparietale, ursprünglich aus der Vereinigung von 4 Dermalknochen hervorgegangen, ist dagegen ein integrierender Bestandteil des Therapsidenschädels wie der Säugetiere geblieben. Am auffallendsten tritt es als ständiger Bestandteil bei den Marsupialiern hervor. Man muß nur über genügende Reihen von jugendlichen Schädeln verfügen. Bei vielen Marsupialiaschädeln blieb es auch an den Schädeln erwachsener Tiere lange erhalten. So habe ich es immer an Schädeln von Känguruhs bestehenbleibend gesehen.

Die frühe Abdrängung des Pinealapparates von der Gehirnoberfläche in der Aszendenz der höheren Vertebraten macht es leicht verständlich, daß das Praeparietale viel seltener auftritt als das Interparietale. Man könnte auch hier eine Liste aufstellen, die Einzelvorkommen bei allen Säugetierordnungen aufzählte.

Während bei den meisten Mammalia stets die relativ schmalere Form des Interparietale, wie sie von uralten Vorfahren überkommen ist, benutzt wird, vermag das Interparietale bei höheren Mammalia mit bedeutender Großhirnentfaltung auch breiter werdende Knochenkerne zu entwickeln, so daß die sonst unweit von der Sagittalebene liegende Interparieto-Parietalnaht eine mitten durch die beiden Parietalia von fast gleicher Größe, dem Parietale proprium und dem Interparietale, verlaufende Naht darstellt und nunmehr zu einer Intraparietalnaht geworden ist. Die geteilten Scheitelbeine gehören also meines Erachtens ebenfalls in die Gruppe der Interparietalbildungen.

Schwalbe (1903) hielt es für beachtenswert, daß bisher in keiner anderen Säugetierklasse ein geteiltes Scheitelbein gefunden worden wäre. — Es ist natürlich klar, daß nur bei großkalottigen Schädeln sich eine Neigung zu Intraparietalnähten zeigen wird und nicht bei Formen mit schmalen Parietalia, wo die normale Form der Interparietalia vorwiegend bestehenbleiben wird. — Man muß aber hier auch darauf hinweisen, daß schon bei *Platypus*, an der Wurzel des Säugetierstammes, in dem Parietale mediale (= interparietale) und im Parietale laterale geteilte Scheitelbeine oder — anders ausgedrückt — eine Intraparietalnaht anzutreffen sind. —

Wenn die Nähte in der Umgrenzung der Interparietalia sehr langzackig sind, wie z. B. beim Orang, so besteht eine besondere Tendenz zur Abspaltung kleiner und kleinster Unterknochen durch diese Nähte.

Das Auftreten des Interparietale, sei es in der reduzierten Form kleinerer selbständiger Knochen zwischen den caudalen Enden der Parietalia, sei es bis zu größeren Knochenplatten im Form jederseits gedoppelter, durch eine Intraparietalnaht getrennter Parietalia, ist ein glatter Fall von Rückschlag auf Ahnenstufen, ein Atavismus, der auf Knochenformen, wie bei den theromorphen Reptilien, hinweist.

Der fast gesetzmäßig gleichförmige Rahmen, nur mit verschiedenen Größendimensionen, in denen sich die Varianten des Interparietale abspielen, lassen es für ausgeschlossen halten, daß es sich hierbei um pathologisch beeinflusste Erscheinungen handeln könnte.

Schrifttum

- Beer, G. R. de: The Development of the Vertebrate Skull. 552 pag. in 8° mit 143 Tafeln, 443, Oxford (Clarendon Press) 1937.

- Bemmelen, J. F. van: Der Schädelbau der Monotremen. Semon, Forschungsreisen, Band VI—Jenaische Denkschriften, Band VI, pag 731—798 mit Taf. 31—36. Jena 1901.
- Brandt, J. F. von: Symbolae sirenologicae quibus praecipue Rhytinae historia naturalis illustratur. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg, VI 1., T. 5. u. VII, Tome XII. Saint Petersburg 1846—1868.
- Broili, F.: Unpaare Elemente im Schädel von Tetrapoden. Anat. Anz., **49**, 561—576, Jena 1917.
- u. Schröder, J.: Beobachtungen an Wirbeltieren der Karooformation. XII. Über einige primitive Anomodontier-Schädel aus den unteren Beaufort-Schichten. Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathem.-naturw. Ab. 1935, 223—278, München 1935.
- Chambellan, V.: Etude anatomique et anthropologique sur les os wormiens. Châteauroux 1883.
- Claus, Th.: Untersuchungen über die Entwicklung des Supraoccipitale und Interparietale beim Schaf. Anat. Anz., **39**, 293—320, 364—374, Jena 1911.
- Cuvier, G.: Recherches sur les ossements fossiles. I. ed. avec 148 planches. Paris 1812—13. Ausgabe 1836, Tab. 64.
- Drews, M.: Über Ossifikationsvorgänge am Katzen- und Hundeschädel. Morph. Jahrb., **73**, 2, 185—237.
- Eustachio, B.: Opuscula anatomica in 4°, 148, Venetiis 1564.
- Bernardi Siegfried Albini — Explicatio tabularum anatomicarum Bartholomae Eustachii. Leidae Batavorum 1744.
- Fischer, G. (von Waldheim): Observata quaedam de osse epactati sive goethiano Palmigradorum prodromo inservientia craniologiae comparatae. Mosquae 1811.
- Forster, A.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Interparietale. Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol., **IV**, Stuttgart 1902.
- Fuchs, H.: Über die morphologische Bedeutung der Sacralrippen. Anat. Anz., **34**, 349—356, Jena 1909.
- Über die Beziehungen zwischen den Theromorphen Cope's bzw. den Therapoiden Brooms und den Säugetieren, erörtert auf Grund der Schädelverhältnisse. Zeitschr. für Morphol. und Anthropol., **XIV**, 367 bis 440, Stuttgart 1911.
- Gaupp, E.: Die Entwicklung des Kopfskelettes. In Hertwig, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. **3**, 2, 7. S. 848/9. Interparietale, Jena 1906.
- Geoffroy, St., u. Hilaire, E.: Considérations et rapports nouveaux d'Ostéologie comparée, concernant les animaux. Mémoires du Museum d'Histoire naturelle, Vol. X, p. 165, Paris 1823.
- Giebel, Ch. G. A.: Säugethiere: Mammalia in: H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs, **VI**, 5. Abt., Leipzig 1874.
- Gregory, W. K.: The orders of Mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History, **27**, 524, New York 1910.
- Gruber, W.: Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie, St. Petersburg u. Leipzig 1852.

- Guintorius, A. J.: De medicina veteri et nova facienda commentarius secundus. fol. pag. 209, Basileae 1571.
- Hill, W. C. O.: Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy. I Strepsirrhini. Edinburgh 1953.
- Huene, F. von: Die Herkunft des Os interparietale der Mammalia. Anat. Anz., 42, 522–524, Jena 1912.
- Jäger, G. von: Über das Os interparietale und das Vorkommen von abortiven Schneidezähnen im Oberkiefer bei mehreren Arten der Gattung Hyrax. Jahreshfte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württembergs. XVI, 158–174, Stuttgart 1860.
- Kesteven, L. H.: Some features in the anatomy and later development of the head of Delphinus delphinus Linné. Records of the Australian Museum, XXI, 1, 59–80, Sydney 1941.
- Le Double, A. F.: Traité des variations des os du crane de l'Homme et leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique, 55, Paris 1903.
- Leukart, F. S.: Notizen über das normal vorkommende Zwickelbein in der Lambdanaht mehrerer Säugetiere. Zoologische Bruchstücke, Teil II, 56–62, Stuttgart (Scheible, Rieger u. Sattler) 1841.
- Lossen, H., u. Wegner, R.: Die Knochenkerne der Scapula, röntgenologisch und vergleichend-anatomisch betrachtet. Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen, 53, 3. 443–458, Leipzig 1936.
- Meckel, J. F. d. Jüng.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie, 1, 2. Heft, III. Über die Zwickelbeine am menschlichen Schädel, 34–64, Leipzig 1809.
- Meckel, J. F. d. Jüng.: System der vergleichenden Anatomie II, 2. 5. 507–511. Skelet der Säugethiere. 4. Zwischenscheitelbein § 183, Halle 1825.
- Merrem, B.: Vermischte Abhandlungen aus der Thiergeschichte, S. 59, Tafel 2, Fig. 11a, Göttingen 1781.
- Meyer, N.: Prodromus anatomiae murium. Lipsiae 1800. pag. 15, fig. 5 u. 6.
- Owen, R.: On the anatomy of vertebrates, II, London 1866.
- Paaw, (Petri) P.: Primitiae anatomicae de humani corporis ossibus. Lugduni Batavorum 1615.
- Pouchet, G., et Beaugard, H.: Traité d'ostéologie comparée, S. 56, Interparietaux, Paris 1889.
- Romer, A. S.: Osteology of the Reptiles, Chicago 1956.
- Sandiford, Ed.: De ossiculis suturarum in: Observationes anatomico-pathologicae Liber III, Cap. IX, 115–120, IX. Lugd., Batav. 1779.
- Tiedemann: Beobachtungen über Nahtknochen. Zeitschrift für Physiologie III, 217–219, Darmstadt 1829.
- Tschudi, J. J.: Über die Ureinwohner von Peru. Müllers Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin, S. 98–109, Taf. V, Fig. 2 u. 3. Berlin 1844.
- Tschudi, J. J. von: Antiquedades Peruanas (m. Atlas), Wien 1851.
- Tullberg, T.: Über das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie. Nova acta r. soc. scientiarum upsaliensis, sect. med. et historiae naturalis, ser. II, 18, fasc. I u. II, 1–514, Upsaliae 1899–1900.

- Waldeyer-Hartz, W. von: Die Interparietalnähte. Abhandlungen d. Königl. Preuß. Akademie der Wissenschaften, Jahrg. 1917. Phys.-Mathem. Klasse, No. 2, 69, Berlin 1917.
- Weber, M.: Die Säugetiere. I u. II, Jena 1927.
- Wegner, R. N.: Die Paukeninnenbeine, Endotympanicum und Epipterygoid bei den Säugetieren. Fotografie und Forschung, **3**, 10, 289–328, Dresden 1942.
- Wilhelm, J.: Zur Entwicklungsgeschichte der Hinterhauptsschuppe des Rindes. Anat. Anz., **59**, 1–11, Jena 1924.
- Wimann, C.: Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens. Bulletin of the Geologigal Institute of Upsala. **13**, 5, 18, Upsala 1914.
- Wormius, O.: Epistolae. Kopenhagen 1671.
- Wormii: Olai et ad eum doctorum virorum epistolae medici, anatomici, botanici, phisici et historici argumenti Tome II cura I. Rostgaard, Hafniae 1728 u. Kopenhagen 1751.
- Wortmann, J. L.: On some hitherto unrecognized characters in the skull of the Insectivora and other mammals. Proceedings of the United States National Museum, **57**, 1–52, Washington 1920.

Prof. Dr. Dr. Richard N. Wegner,
Greifswald, Wolgaster Landstraße 60a

Fortsetzung von Seite 412

Tafel I

- Fig. 1. *Cavia cobaya* Linné. Bolivien. Dreieckförmiges Interparietale mit Incisura supraoccipitalis am caudalen Ende.
- Fig. 2. *Pedetes caffer* Pallas 1767. Kapland. Fünfeckiges Interparietale mit praeinterparietalem Vorderlappen und caudalen Retinacula zum Supraoccipitale.
- Fig. 3. *Erethizon dorsatus* Linné 1758. Kanada. Breites Interparietale mit langen gezackten Processus uncinati posteriores.
- Fig. 4. *Bettongia penicillata* Gray 1837. Australien. Kleines dreieckiges Interparietale. Parietalia mit langen Processus postorbitales.
- Fig. 5. *Phalanger* sp. Milchgebiß. Südcelebes. Fast viereckiges Interparietale mit kleinem vorderen rechten Retinaculum und langen Processus uncinati posteriores.
- Fig. 6. Schädel einer jungen Hauskatze (*Felis orreata domestica* Brisson 1756). Das Hinterhaupt ist um 45° zur Horizontalen angehoben. Großes dreieckiges Interparietale mit praeinterparietaler Spitze.

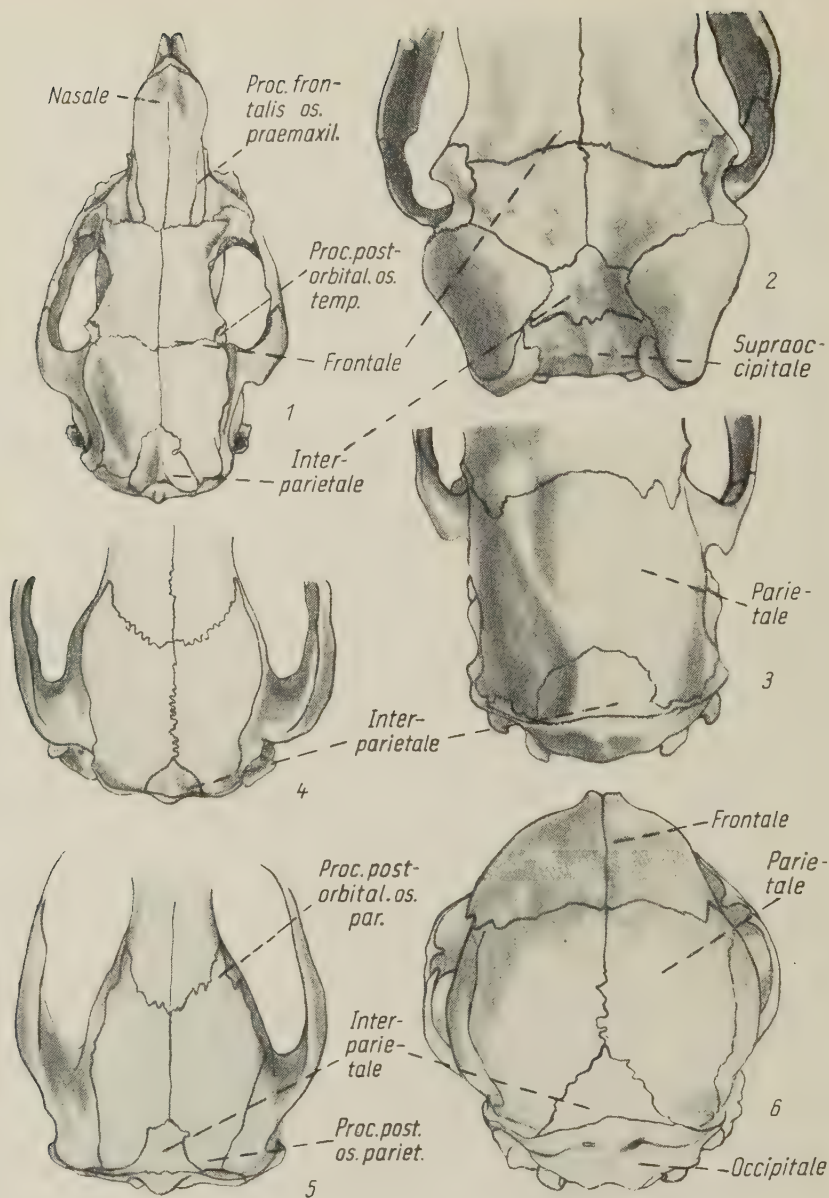
Sämtliche Figuren in $\frac{5}{6}$ natürlicher Größe.

Fortsetzung von Seite 413

Tafel 2

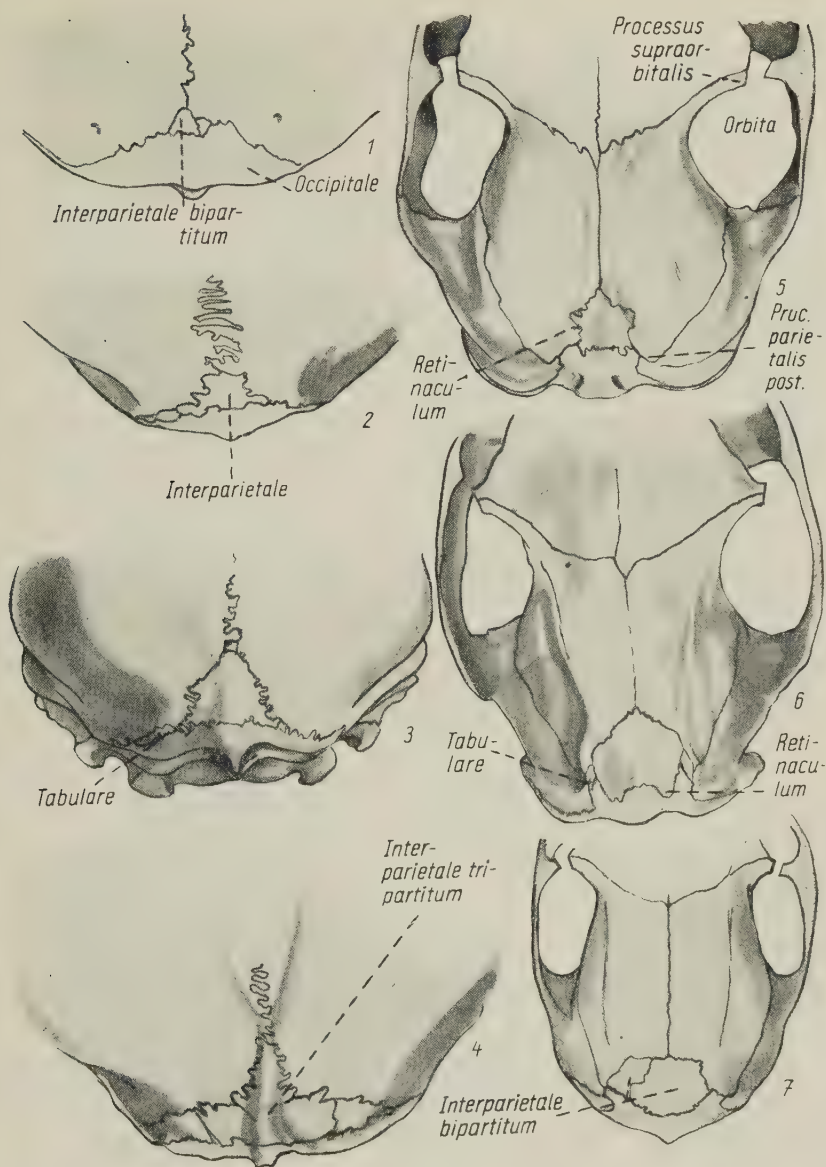
- Fig. 1. *Panthera leo* Linné 1758. Deutschostafrika. Kleines gedoppeltes Interparietale.
- Fig. 2. *Panthera onca* Linné 1758. Bolivien — Coll. Wegner. Unregelmäßiges Interparietale mit seitlichen Fortsätzen resp. abgetrenntem Seitenstück (Tabulare sinistrum).
- Fig. 3. *Panthera concolor* Linné 1758. juv. Ostbolivien. Dreieckiges Interparietale mit kleinem Praeinterparietale und Seitenstück (Tabulare).
- Fig. 4. *Panthera concolor* Linné 1758. adult. Paucartambo (Bolivien). Interparietale tripartitum mit praeinterparietaler Spitze.
- Fig. 5. *Procavia capensis* Pallas 1767. Vierseitiges Interparietale mit Retinacula zum Parietale und Supraoccipitale.
- Fig. 6. *Procavia capensis* Pallas 1767. Fünfeckiges Interparietale mit Retinacula zum Supraoccipitale und kleinen Seitenknochen zu den Temporalia (Tabularia).
- Fig. 7. *Hetrohyrax* Brucei Gray, Dire-Dame-Gebiet. Abessinien. Gedoppeltes Interparietale, das kleinere linke Stück entspricht möglicherweise einem Tabulare.

Sämtliche Figuren in $\frac{5}{6}$ natürlicher Größe.

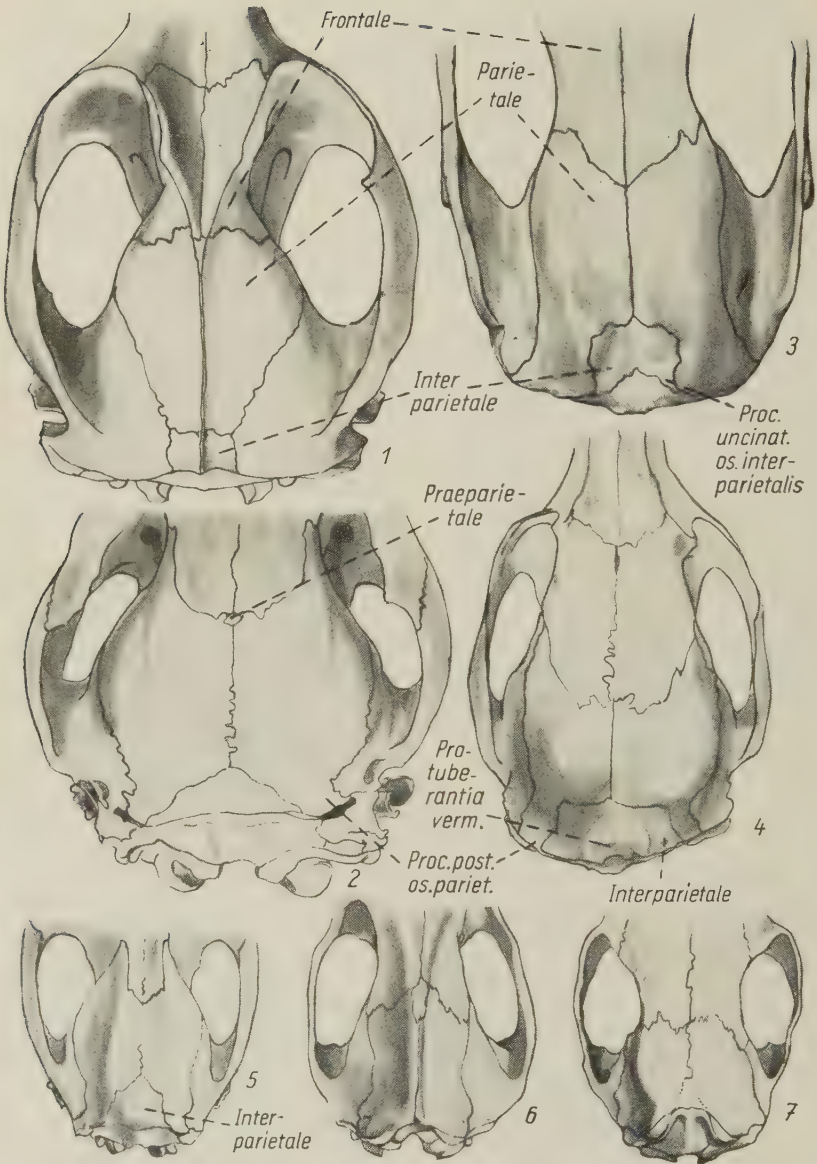


Tafel 1

Das Interparietale bei Rodentia, Marsupialia und Carnivora.

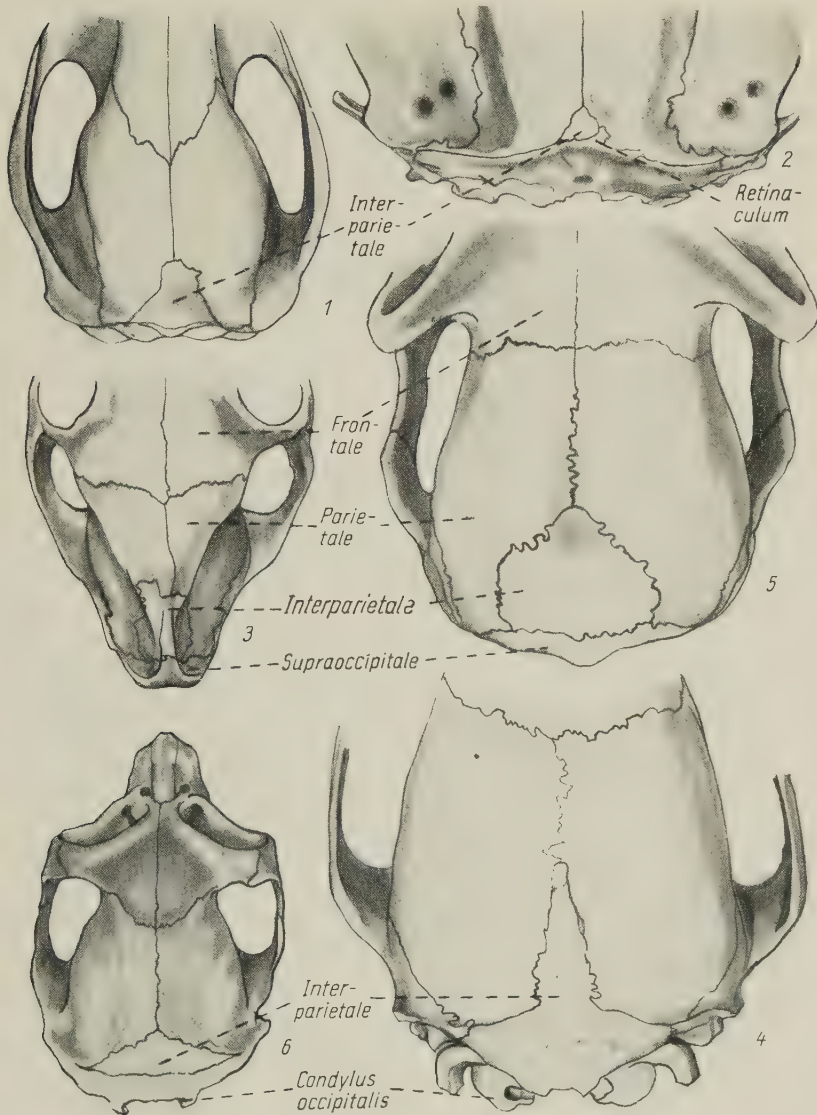


Tafel 2
Interparietale bei Carnivora und Hyracoidea.



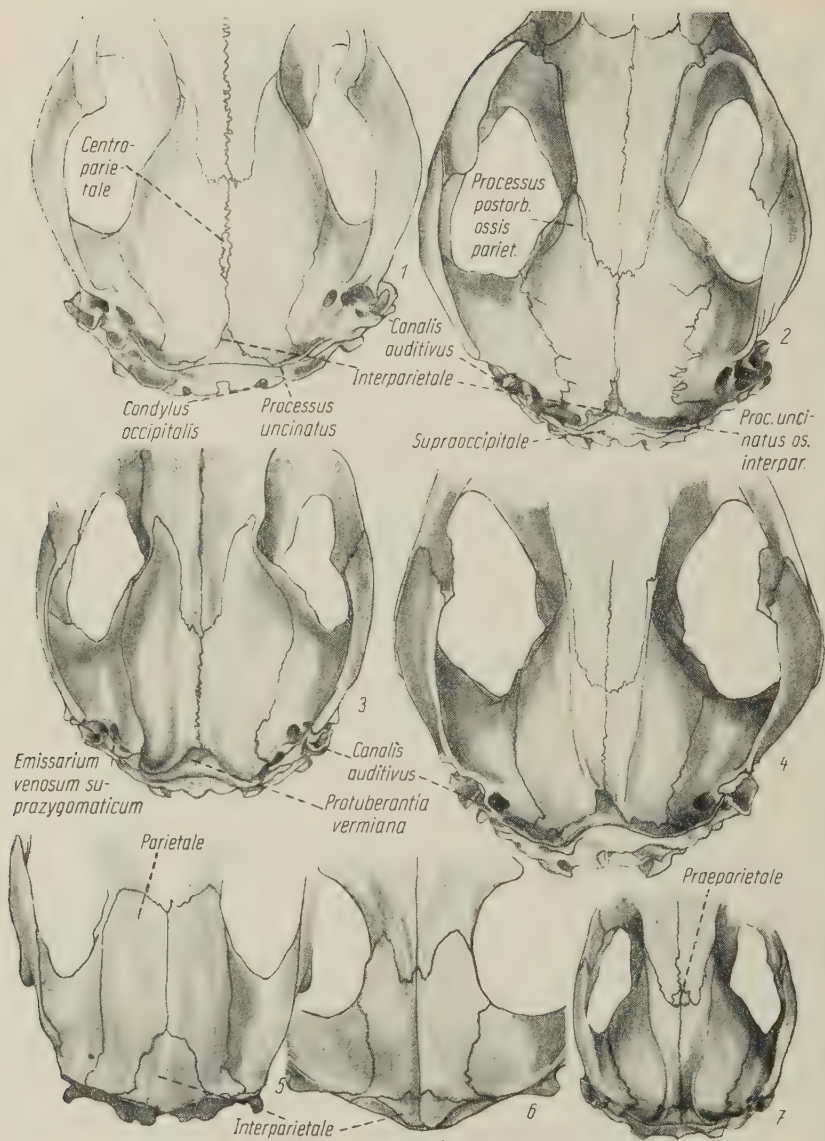
Tafel 3

Das Interparietale bei verschiedenen Marsupialia.

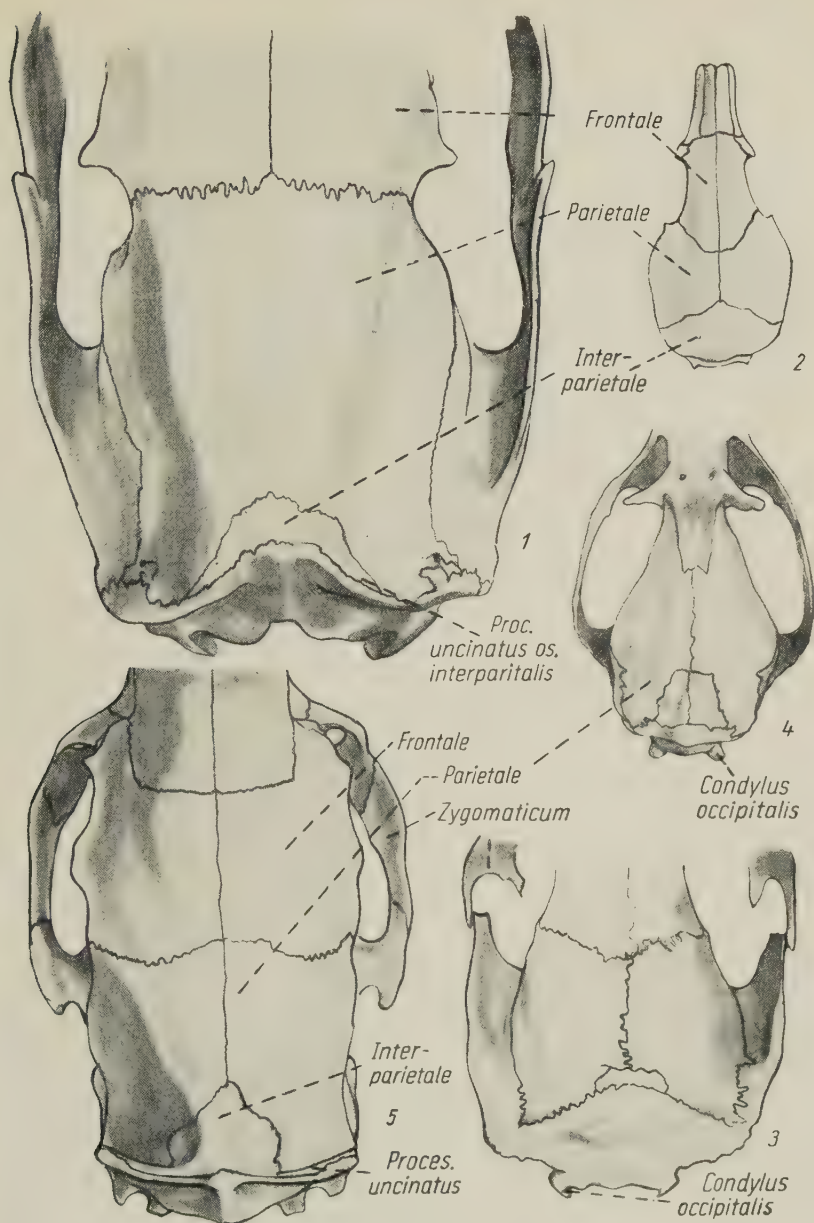


Tafel 4

Das Interparietale bei Marsupialia, Ungulata, Carnivora und Strepsirhini.



Tafel 5
Das Interparietale bei den Marsupialia.



Tafel 6

Interparietale bei Tubulidentata, Edentata, Chiroptera und Rodentia.

Fortsetzung von Seite 414

Tafel 3

- Fig. 1. *Trichosurus vulpecula* Kerr 1792. Australien. Das etwa viereckige Interparietale trägt eine kräftige Crista sagittalis.
- Fig. 2. *Macropus thetidis* F. Cuvier 1819. Neusüdwest, juv. (M_2 und M_3 noch im Kiefer steckend.)
- Fig. 3. *Phascolarctos cinereus* Goldfuß 1819. Queensland. Annähernd viereckiges Interparietale mit supraoccipitaler Einbuchtung am Hinterrande. Kleines Praeparietale.
- Fig. 4. *Dendrolagus inustus* Müller und Schlegel 1842, juv. Neuguinea. Interparietale in der Form eines querliegenden Rechtecks mit kräftiger Protuberantia vermiana.
- Fig. 5. *Petaurus brevipes* Waterhouse. Queensland. Viereckiges Interparietale mit praeparietaler Spitze und Protuberantia vermiana.
- Fig. 6. *Perameles obesula* Geoffroy 1818 mit seitlichen Schaltknochen am caudalen Rande der Parietalia (= Tabularia). Gedoppelte Praeparietalia.
- Fig. 7. *Perameles nasuta* Geoffroy 1818. Australien. Interparietale spurium mit seitlichen nach caudal gebogenen Processus uncinati (= Tabularia).

Sämtliche Figuren in $\frac{5}{6}$ natürlicher Größe.

Fortsetzung von Seite 415

Tafel 4

- Fig. 1. *Phalanger* sp. Australien. Occipitalende des Schädels. Am rechten Ende des Interparietale ein Retinaculum.
- Fig. 2. *Wombatus ursinus* Shaw 1800. Tasmanien. Kleines Interparietale, rechts ein das Interparietale umfassendes Retinaculum des Supraoccipitale.
- Fig. 3. *Tragulus javanicus* Osbeck 1765. Kantjal (Java). Viereckiges Interparietale, Träger eines breiten Sagittalkammes mit vorderem linkem Retinaculum.
- Fig. 4. *Canis lupus* Linné 1758, juv. Sibirien. Occipitale, Interparietale und Praeinterparietale bereits verschmolzen.
- Fig. 5. *Daubentonia madagascariensis* Gmelin 1809. Madagaskar. Sehr großes Interparietale.
- Fig. 6. *Loris tardigradus* Linné 1758. Sumatra. Dreieckiges Interparietale.

Sämtliche Figuren in $\frac{5}{6}$ natürlicher Größe.

Fortsetzung von Seite 416

Tafel 5

- Fig. 1. *Macropus giganteus* Zimmermann 1777. Neusüdwest. Dreieckiges Interparietale mit langen seitlichen Fortsätzen (Processus uncinati). Centroparietale.
- Fig. 2. *Macropus giganteus* Zimmermann 1777. Neusüdwest. Schmales Interparietale mit schmalen langen Seitenfortsätzen (Processus uncinati) mit gewellter Vordernaht.
- Fig. 3. *Macropus giganteus* Zimmermann 1777. Neusüdwest. Breites und dickes Interparietale mit kurzen Seitenfortsätzen (Processus uncinati) und Protuberantia vermiana.
- Fig. 4. *Macropus giganteus* Zimmermann 1777. Neusüdwest. Interparietale mit ungewöhnlich langen, bis an das Emissarium venosum suprazygomaticum reichenden Seitenfortsätzen (Processus uncinati).
- Fig. 5. *Phascolarctos cinereus* Goldfuß 1818. Queensland. Großes Interparietale mit Seitenfortsätzen (Processus uncinati)
- Fig. 6. *Sarcophilus satanicus* Thomas. Tasmanien. Doppeltes Interparietale.
- Fig. 7. *Macropus bennetti* Gould 1849. Emporgewölbtes doppeltes Interparietale mit kurzen seitlichen Fortsätzen (Processus uncinati) hinter einer Fossa parietalis posterior.

Sämtliche Figuren in $\frac{2}{3}$ natürlicher Größe.

Fortsetzung von Seite 417

Tafel 6

- Fig. 1. *Orycteropus capensis* Geoffroy 1792. Südafrika. Interparietale mit langen hinteren Fortsätzen (*Processus uncinati*).
- Fig. 2. *Cyclopes didactylus* Linné. Buenavista (Ostbolivien). Großes, die ganze Schädelbreite einnehmendes Interparietale.
- Fig. 3. *Bradypus tridactylus* Linné 1758. Buenavista (Ostbolivien). Col. Wegner. Schmales Interparietale.
- Fig. 4. *Pteropus vampirus* Linné 1758. Kalong (Java). Symmetrisch geteiltes Interparietale bipartitum.
- Fig. 5. *Dasyprocta agouti* Linné 1758. Rio Mamoré (Ostbolivien). Coll. Wegner. Schmales Interparietale.
- Sämtliche Figuren in $\frac{3}{4}$ natürlicher Größe.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität München
(Direktor: Prof. von Lanz)*

Morphologische Beiträge zum Rückstrom des venösen Blutes im Pfortadergebiet

Von

W. Doerfler

Mit 25 Abbildungen

(Eingegangen am 28. Februar 1959)

I. Einleitung und Fragestellung

Im Hinblick auf pathophysiologische und klinische Probleme ist es wichtig, die morphologischen und funktionellen Grundlagen des Pfortaderkreislaufes zu klären. Bekanntlich ist das Stromgebiet der Pfortader zwischen das Kapillargebiet des Darmes und das der Leber eingeschaltet. 90 % des Druckabfalls zwischen den großen Darmarterien und dem rechten Vorhof fallen nach Schmid auf die Darmkapillaren und nur 10 % auf die Leber. Die zahlreichen quer-verlaufenden Arkaden im Verzweigungsbereich der V. mesenterica cranialis bewirken als ungerichtete Strombahn eine erhebliche Verbreiterung der peripheren Rückstrombahn (Spanner).

Welche Kräfte sichern in diesem „haemodynamischen Notstandsgebiet“ den venösen Blutstrom?

Eine aktive Förderung des venösen Blutstromes durch Venenkontraktion vertreten Kautzky, Natus, Magnus, Attardi; 1957 auch Rolshofen für das Pfortadergebiet. Rolshofen betrachtet die V. portae als ein „Intercor“. Gesichert ist die Venenperistaltik bei niederen Tieren und Fledermäusen. Wharton, Luchsinger u. a. beschrieben Venenherzen im Fledermausflügel. Bei Cyclostomen kommen accessorische Herzen vor: Bei Bdellostoma fand Carlson Venenherzen in der Pfortader.

Fleisch und Hürthle betrachten die vis a tergo für ausreichend als Blutmotor im Pfortadergebiet. Spanner (1932 und 1945) betont die Wichtigkeit der arterio-venösen Anastomosen im Darm für die

Förderung des portalen Blutstromes. Im Hungerzustand sind die Zottenkapillaren durch die arterio-venösen Anastomosen fast vollständig ausgeschaltet. Durch diesen physiologischen Shunt erklärt Spanner den vermehrten Sauerstoffgehalt und den hohen Druck in der Pfortader und ihren Ästen. Während der Verdauung sind die Anastomosen weitgehend geschlossen, so daß die arterielle Druckübertragung auf das Pfortadersystem gerade zu einem Zeitpunkt hohen Blutangebotes gering sein dürfte.

Heute ist die Förderung des venösen Blutstromes durch die Atmung allgemein anerkannt. Der relative Unterdruck im Cavum thoracis kann nicht durch die Leber hindurch auf die Pfortader übertragen werden, dürfte sich vielmehr auf die Vv. hepaticae, sublobulares und die Vv. centrales beschränken (Mollier). Hoffbauer stellte 1950 rhythmische Schwankungen des Portaldruckes in Abhängigkeit von der Atmung fest. Nach Gollwitzer-Meier soll die Inspiration den Abfluß im Kapillargebiet der Pfortader fördern, in der Pfortader selbst hemmen.

Nach Benninghoff beeinflussen auch Füllung und Entleerung der Baueingeweide den Pfortaderblutstrom. Von Bedeutung sind weiterhin die „Zottenpumpe“ sowie spitzwinklig in die Vv. interlobulares einmündende Arterien (Servello und Rossi).

Unsere Untersuchungen sollten feststellen, inwieweit sich morphologische Anhaltspunkte dafür ergeben, daß auch im Bereich der A. und V. mesenterica cranialis und ihrer Äste der arterielle Puls den venösen Rückstrom fördern kann im Sinne der arterio-venösen Koppelung. Bisher fehlten konstruktionsanalytische Beobachtungen über den Einbau der Vasa mesenterica cranialia im Mesenterium. Auch die Lagebeziehungen zwischen Mesenterialarterien und Mesenterialvenen waren ungeklärt. Selbstverständlich erlauben morphologische Befunde nur vorsichtige funktionelle Schlußfolgerungen. Die arterio-venöse Koppelung kann man exakt nur beweisen, wenn man in den Mesenterialvenen die Änderungen der Strömungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit vom arteriellen Puls mißt. Dazu sind physiologische Methoden unentbehrlich.

II. Literaturübersicht

Der Begriff der arterio-venösen Koppelung wurde von Ozanam (1881) inauguriert. Vermutlich war Uden (1785) der erste, der dieses Förderungsprinzip erkannte. Ozanam verstand unter einer „circulation par influence“ die Übertragung des arteriellen Pulses auf eng an die Arterien gekoppelte

Venen. Wenn Ozanam an Arterien und Venen gleichzeitig Sphygmometer anlegte, konnte er auch in der Vene eine Pulsation feststellen, deren Phase allerdings zum Arterienpuls verschoben war. 1886 erklärte Ozanam, daß die Strömung des Venenblutes durch den arteriellen Puls bedingt sei, da dieser das Venenlumen komprimiere.

1906 beobachtete Bier, daß nach Hyperämisierung der hinteren Extremität beim Hund das Blut aus der V. femoralis stark pulsierend austrat. 1916 beschäftigte sich der Physiologe Hasebrock mit der arterio-venösen Koppelung. Seine Modellversuche ergaben: Fortschreitende Druckwellen im Venensystem werden durch Venenklappen nicht gehindert; die Förderung des venösen Blutes wird mit verstärktem Puls ergiebiger und kann sich am besten zwischen zwei Klappen auswirken. Weiter zeigten die Experimente Hasebrocks, daß das Ausmaß der Förderung bis zu einer bestimmten Grenze der Frequenz des arteriellen Pulses und der Dehnbarkeit der Venenwand direkt proportional ist. Der arterio-venösen Koppelung maß Hasebrock beim venösen Rückstrom entscheidende Bedeutung bei.

Besonders interessieren hier seine Ausführungen über die Wirksamkeit dieses Prinzips im Pfortadergebiet. Koeppe fand 1890 reichlich Venenklappen in den kurzen und langen Venen des Darmes und beschrieb außerdem enge Beziehungen zwischen Arterien und Venen. Auf Grund dieser morphologischen Befunde konstatierte Hasebrock einen dominierenden Einfluß der arterio-pulsatorischen Kräfte in diesem Gefäßgebiet mit doppeltem Kapillarkreislauf. In neuerer Zeit behauptete dagegen Becker, daß die arterio-venöse Pulsübertragung im Pfortadergebiet keine Rolle spielen könne, „da die großkalibrigen Pfortaderäste keinen bindegewebigen Einbau mit den Arterien besitzen“.

Experimentelle Untersuchungen zum Problem der arterio-venösen Koppelung liegen auch von Schade und Hepp (1936) vor. Sie führten Modellversuche durch und beobachteten Fördermengen bis zu $194 \text{ cm}^3/\text{min}$ im venösen System bei Druckwerten von 148 cm Wasser. In Tierexperimenten und bei Röntgenuntersuchungen am Menschen mit Hilfe der Phlebographie ergab sich eine dem arteriellen Puls synchrone Beschleunigung des venösen Rückstromes. Den Venenpuls konnten die Autoren mit einem hochempfindlichen Venensphygmographen registrieren. Angeblich kann sich die gesamte arterielle Pulsenergie auf die Venen auswirken.

Freerksen schreibt dem Arterienpuls eine fördernde Wirkung auf den Sekretabfluß exkretorischer Drüsen zu. Prinzipiell bedeutet auch das eine Druckübertragung auf das periarterielle Gewebe, also auf die Drüsenläppchen und die feinen Drüsenausführungsgänge.

Morphologisch und experimentell bearbeiteten v. Lanz, Kressner und Schwendemann (1938) das Problem der arterio-venösen Koppelung. Sie untersuchten den konstruktiven Einbau der Gefäße der unteren Extremität fast ausschließlich makroskopisch. Die faseranalytischen Untersuchungen an den Gefäßscheiden der tiefen Gefäße ergaben eine enge Koppelung von Arterien und Venen aneinander, und zwar durch eine äußere zirkuläre Faserschicht und eine innere Scheide, deren Fasern die Arterie und die Vv. comitantes in Form von Achtertouren umkreisten. Zwischen Arterie und Vene

findet man also eine Zone sich kreuzender Bindegewebsfasern. Die kollagenen Elemente bilden Scherengitter. Die Vv. comitantes umschlingen die Arterie geflechtartig; an einzelnen Stellen ist die Arterie in einen ausgesprochenen Venenmantel eingebettet. Angeregt durch diese Befunde und die genannten früheren Untersuchungen nahmen die Autoren an, daß der arterielle Puls direkt auf die Vene übertragen wird: Unter der Pulswelle vergrößert sich der Arterienquerschnitt, folglich wird das Venenlumen komprimiert, da der Gesamtquerschnitt der gemeinsamen Gefäßscheide annähernd konstant bleiben soll. Die Verengung des Venenlumens führt aber zu einer Verschiebung der Blutsäule in den Venen, die bei funktionstüchtigen Klappen zentralwärts gerichtet sein wird. v. Lanz und Mitarbeiter untersuchten auch die Spannungsverhältnisse der oberflächlich gelegenen Venen in der Oberflächenfaszie und konnten feststellen, daß bei Muskelkontraktionen eine Saugwirkung auf das venöse Blut ausgewirkt wird. Diese Ergebnisse waren wichtig für die Klärung der Pathogenese des varikösen Symptomenkomplexes.

1952 untersuchte Klaus Goerttler den Einbau der großen Unterschenkelvenen auch mikroskopisch und konnte im wesentlichen die Ergebnisse von v. Lanz und Mitarbeitern bestätigen.

1955 wies Kádár auf die „topographischen Beziehungen zwischen arteriellen und venösen Kranzgefäßen des Herzens“ hin. Bei Hund und Pferd wird jede Arterie „mit strenger Regelmäßigkeit“ von zwei Venen begleitet, die fest an die Arterie gekoppelt sind. Beim Menschen fehlen regelmäßige Beziehungen zwischen Aa. und Vv. coronariae. Venenklappen konnte der Autor nur beim Pferd finden. Er kommt auf Grund seiner Ergebnisse zu folgender Arbeitshypothese: Es besteht ein regelmäßiger Zusammenhang zwischen der engen Koppelung von Arterien und Venen und der Leistungsfähigkeit des Herzens bei den einzelnen Säugetierarten.

Kiss fordert eine arterio-venöse Koppelung auch für die A. meningica media und ihre Begleitvenen, die Hirnarterien und -venen, die in den Liquorraum eingeschlossen sind: Der arterielle Druck soll über den Liquor cerebrospinalis auf die Venen übertragen werden. Der Autor bezeichnet die arterio-venöse Koppelung als Kiss-Kádársches Kapselprinzip. Es soll auch für die Begleitarterien der Sinus durae matris und für die des Schleimschen Kanals gelten. Kiss erklärt auch das Gunnsche Kreuzungsphänomen am Augenhintergrund durch eine arterielle Pulsübertragung.

Auch Originalarbeiten aus jüngster Zeit diskutieren die arterio-venöse Koppelung: Staubesand und Rulffs; v. Kügelgen und Zuleger und v. Kügelgen und Greinemann (alle 1958).

Neuere Untersuchungen zum Problem des varikösen Symptomenkomplexes — besonders im Hinblick auf das Vorkommen von Klappen in den Verbindungsästen zwischen oberflächlichen und tiefen Venen — stammen von Pirner (1956) und Sander (1959).

III. Material und Methode

1. Material

Für die Untersuchungen wurde ausschließlich Material von menschlichen Leichen verschiedenen Lebensalters verwandt. Das Mesenterium wurde

einige Stunden post mortem bei der Obduktion entnommen (Pathologisches Institut der Universität München und des Städtischen Krankenhauses München-Schwabing)¹. Meist stand nur das isolierte Mesenterium zur Verfügung; zum Teil waren Pankreas und Duodenum sowie der Pfortaderstamm am Präparat erhalten. Histologisch wurden auch Ileum und Jejunum untersucht. An den fettfreien bzw. fettarmen Mesenterien 7 bis 8 Monate alter Föten oder Neugeborener ließen sich die vegetativen Nervenfasergeflechte besonders gut präparieren. Die fötalen Mesenterien kann man leicht injizieren.

Von Präparierkursleichen und von frischen Leichen stammten Mesenterialvenen zur Untersuchung auf Klappen.

2. Methode

Das Gefäßsystem der Mesenterien wurde gespült und das Gekröse in toto in 70- bis 96 %igem, mit Petrolbenzin vergälltem Alkohol mehrere Tage bis Wochen fixiert. Die niedrigen Alkoholkonzentrationen bewährten sich besser, da sie das Gewebe weniger härteten.

Die makroskopischen Präparate fertigten wir mit dem üblichen Instrumentarium an. Entfernt man den Serosaüberzug des Mesenteriums, so sind die Vasa mesenterica leicht aus dem Fettgewebe freizulegen. Die Präparate wurden am Reprogerät bei 2- bis 3facher Vergrößerung photographiert (Leica). Unterwasseraufnahmen verhinderten störende Glanzlichter.

Die Strukturanalyse der Gefäßscheiden erforderte Präparation unter der Binokularlupe (Zeiss-Stemi) bei 3- bis 20facher Vergrößerung. Faserstrukturen kann man in dem fettreichen Gewebe nur nach Extraktion der Fettsubstanzen gewinnen. Es hat sich als zweckmäßig erwiesen, die in Alkohol fixierten Gewebstücke für mindestens 3 bis 5 Tage, besser aber für 1 bis 2 Wochen in 2- bis 3mal gewechselten Äther einzulegen. Der Äther entzieht dem Gewebe fast alle Fettsubstanzen und einen großen Teil des Wassers. So gewinnt man praktisch Trockenpräparate. Das beschriebene Verfahren liefert harte, geschrumpfte Präparate, die trotzdem für die notwendigen Untersuchungen geeignet sind. Unter der Lupe wurden die Präparate bei etwa 5facher Vergrößerung photographiert (Contax; Obj. 10; Ok. 20). Es hat sich bewährt, die Arterie und die benachbarte Vene zu sondieren und die beiden Sonden kräftig auseinanderzuziehen, so daß sich die Verbindungsfasern anspannen. In dieser Spannstellung fixiert man die Sonden mit Stecknadeln auf einer Paraffinunterlage.

Der Versuch, die perivasal gelegenen vegetativen Nervenfasern durch Methylenblau mit anschließender Fixierung in molybdänsaurem Ammonium zu färben, mißlang (Romeis: §§ 1929, 1933, 1936).

Die Häutchenpräparate (Romeis: § 1454) stammen von dem Gewebe der Gefäßscheiden. Sie wurden in Formol oder besser in Hellyscher Flüssigkeit fixiert, mit Resorcin-Fuchsin gefärbt und bei gewöhnlichem und polarisiertem Licht untersucht.

¹ Den Herren Direktoren der beiden Institute, Herrn Prof. Dr. med. W. Hueck und Herrn Prof. Dr. med. L. Singer, sei auch an dieser Stelle gedankt für die Überlassung des Materials.

Nach einer von Spanner angegebenen Methode injizierten wir Mesenterien von Föten des 7. bis 9. Monats, die Arterien rot, die Venen blau. Nach Dawson wurden die Präparate in 95 %igem Alkohol fixiert und über 1 %ige Kalilauge, Mall'sche Lösung I und II in reinem Glycerin aufgestellt.

Das für mikroskopische Präparate bestimmte Material wurde nach Formolfixierung über Methylbenzoat in Paraffin eingebettet und 30 bis 50 μ dick geschnitten. Diese dicken Schnitte gewährten die beste Übersicht. Gefärbt wurde mit Pikrinsäure-Thiazinrot nach Heidenhain (van Gieson), mit Resorcin-Fuchsin nach Weigert, Orcein und Hämatoxylin-Eosin.

IV. Eigene morphologische Befunde

1. Allgemeines über den Aufbau des Mesenteriums

Auf beiden Seiten ist das Mesenterium von der Tunica serosa überzogen, die aus dem Mesothel und dem Stratum fibroelasticum besteht. Die beiden Schichten sind fest miteinander verwachsen; locker verbunden sind das Stratum fibroelasticum und das darunterliegende Stratum subserosum. Lockeres Bindegewebe kammert das Fettgewebe des Mesenteriums. Zahlreiche Lymphknoten und ein engmaschiges Lymphgefäßnetz sind in das Fett eingebaut. Kranialwärts finden sich die stärksten Lymphstränge.

Entfernt man Lymphgefäße, Lymphknoten und Fettgewebe, so liegen die fettreichen Gefäßscheiden frei. Das gelbliche Scheidenfett enthält weißliche vegetative Nervenfasern in großer Anzahl. Morphologisch und funktionell darf man auch im Mesenterium unterscheiden zwischen Bau- und Speicherfett. Wir betrachten das Fettgewebe der Mesenterialgefäßscheiden als eines ihrer wesentlichen Strukturbestandteile, im Gegensatz zu anderen Gefäßgebieten, deren Adventitia sich durch Fettarmut auszeichnet (Extremitätengefäße).

2. Gliederung des Gefäßsystems und Untersuchung der Gefäßdurchmesser

A. und V. mesenterica teilen sich in zahlreiche Äste erster Ordnung (Rr. primarii). Sieglbauer beschrieb 11 bis 14, Tandler 12 bis 16 Rr. jejunales et ilei, aus denen die Äste II. (Rr. secundarii) und schließlich III. Ordnung (Rr. tertiarii) hervorgehen. Die Arkaden I., II. und teilweise auch III. Ordnung (Arcus primarii, secundarii et tertiarii) verbinden die entsprechenden Äste der kranialen Mesenterialgefäße. Für die Endäste zwischen den Arkaden III. Ordnung und dem Darm schlagen wir die Bezeichnung Vasa propria intestini vor in Analogie zu den Aa. digitales communes et propriae. Der Aufbau des gesamten Gefäßgebietes ergibt sich aus Abbildung 1.

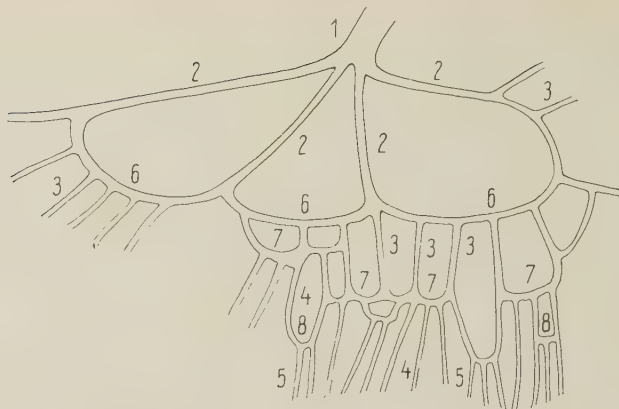


Abb. 1. Schematische Übersicht zum Gefäßverlauf im Mesenterium.
Das Schema gilt für Arterien- und Venenäste.

- | | |
|------------------|--------------------------------|
| 1 Gefäßstamm | 4 und 5 Vasa propria intestini |
| 2 Rr. primarii | 6 Arcus primarii |
| 3 Rr. secundarii | 7 Arcus secundarii |
| 4 Rr. tertiarii | 8 Arcus tertiarii |

Nicht in allen Gefäßabschnitten stellen die Vasa propria Rr. tertiarii dar, sind vielmehr auch Äste noch höherer Ordnung

In einem fettarmen Mesenterium wurden die Gefäße bis zu den feinsten Verzweigungen präpariert. Die topographischen Beziehungen zwischen Arterien und Venen wurden schematisch skizziert und der Umfang aller Gefäße gemessen. Der Gefäßdurchmesser ergab sich aus $d = \frac{U}{\pi}$; unter der Voraussetzung, daß alle Gefäße in vivo annähernd kreisförmigen Querschnitt besitzen.

Die folgende Tabelle gibt die Größe der Durchmesser bei den Arterien- und Venenästen I. bis III. Ordnung an. Die Vasa propria wurden an mikroskopischen Präparaten ausgemessen.

	Arterien	Venen
I. Ordnung	2,2—3,8 mm	3,2—8,2 mm
II. Ordnung	1,6—2,5 mm	1,6—5,0 mm
III. Ordnung	0,6—1,9 mm	0,6—2,5 mm
Vasa propria intestini	100—400 μ	200—800 μ

Wie in anderen Gefäßgebieten des Körpers ist der Gesamtquerschnitt des venösen Systems größer als der des arteriellen. Zur Peripherie zu verschiebt sich das Verhältnis zugunsten der Arterien; in Kapillarnähe verringert sich also der Unterschied zwischen arteriellem und venösem Gesamtquerschnitt.

3. Stämme der A. und V. mesenterica cranialis und der V. mesenterica caudalis

a) A. und V. mesenterica cranialis

Die A. mesenterica cranialis dringt von links und kranial, die Vene von rechts und kranial in die Radix mesostenii ein. Im kranialen Teil des Gekröses wird die Arterie zunächst von der Vene rechts flankiert, weiter kaudal von etwa der Hälfte des Venenumfanges ventral bedeckt, bevor sich Arterien- und Venenstamm in ihre Äste aufteilen. In Abbildung 2 sind die Kreuzungswinkel zwischen den Rr. primarii der Arterie und Vene und den Stämmen der Mesenterialgefäße analysiert. Die angegebenen Größen für α_1 bis α_4 wurden ermittelt, indem für jedes Gefäß die Verlaufsachse annähernd genau festgelegt wurde. Die Zahlenwerte sind nur als Maßstab für die Größenordnung der Kreuzungswinkel zu werten.

In der Rinne zwischen Duodenum und Pankreas liegt die A. pancreaticoduodenalis caudalis der Hinterwand der V. mesenterica cranialis an. Im Mesenterium kreuzt die A. colica media den Venenstamm von links und ventral. Die V. mesenterica cranialis ist an die gleichnamige Arterie gekoppelt, an den genannten Stellen auch an die Aa. pancreaticoduodenalis caudalis et colica media. Die gemeinsamen Gefäßscheiden der A. und V. mesenterica cranialis sind ebenso konstruiert wie die der Rr. primarii bis tertiarii.

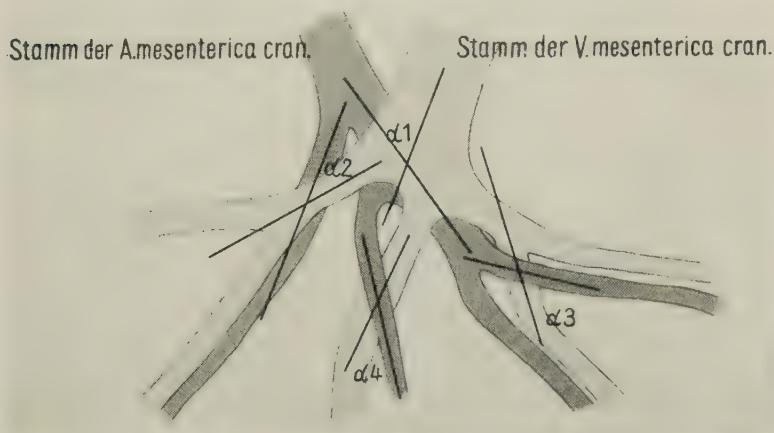


Abb. 2. Analyse der Kreuzungswinkel zwischen den Rr. primarii der A. und V. mesenterica cranialis

$$\alpha_1 = 60^\circ, \alpha_2 = 33^\circ, \alpha_3 = 58^\circ, \alpha_4 = 37^\circ.$$

Diese schematische Skizze wurde nach der Photographie eines Originalpräparates gezeichnet

Eine Besonderheit soll schon hier hervorgehoben werden: Engmaschige Geflechte vegetativer Nervenfasern begleiten die A. und V. mesenterica cranialis. Bei älteren Föten und beim Neugeborenen lassen sich die Nervenfasern besonders gut präparieren. In den meisten Atlanten der deskriptiven und topographischen Anatomie sind diese ausnahmslos periarteriell eingezeichnet; vergleiche Pernkopf, Spalteholz-Spanner, Tandler u. a. Das ist sicher nicht richtig. Vegetative Nervenfasern fanden wir periarteriell und perivenös, wenn auch die die Arterien umspinnenden Netze wesentlich dichter waren. Die stärksten Nervenstämmе ziehen longitudinal, den Gefäßen parallel, die schwächeren sind quer zur Gefäßachse orientiert. Abbildung 3 zeigt kräftige vegetative Nerven-

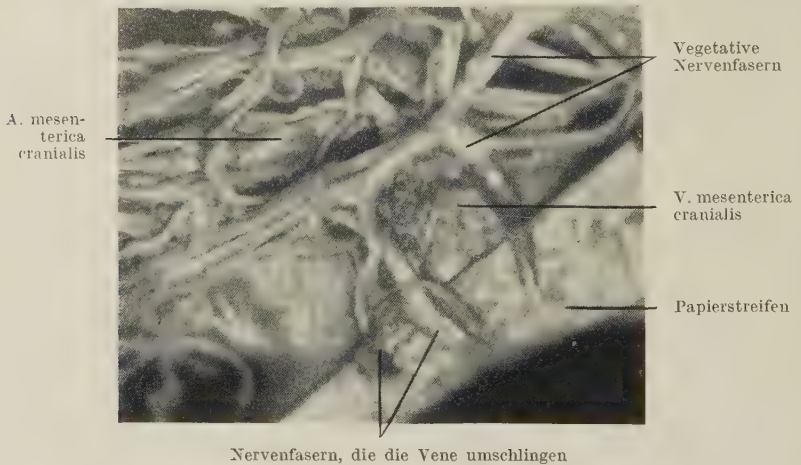


Abb. 3. Perivasales Geflecht vegetativer Nervenfasern, welche die A. mesenterica cranialis (oben) und die V. mesenterica cranialis (unten im Bild) durch zirkuläre Fasern und durch Achtertouren miteinander verbinden. Die zirkulär verlaufenden Fasern sind mit einem Papierstreifen unterlegt. Mesenterium vom Erwachsenen; Lupenpräparat.

Zeiss-Stemi, Ok. 8, Obj. 10, Photovergrößerung auf das 5fache

fasern, die A. und V. mesenterica cranialis aneinander koppeln. Diese Fasern verlaufen entweder rein zirkulär (Abb. 3) oder in Form von Achtertouren (Abb. 3 und 4), also von ventralen Abschnitten der arteriellen Tunica adventitia zu dorsalen der Vene und umgekehrt.

Die Vasa mesenterica cranialia kreuzen die Pars caudalis duodeni nahezu rechtwinklig. Das Bindegewebe der Tunica adventitia der Gefäße geht direkt über in die periduodenalen Bindegewebs-

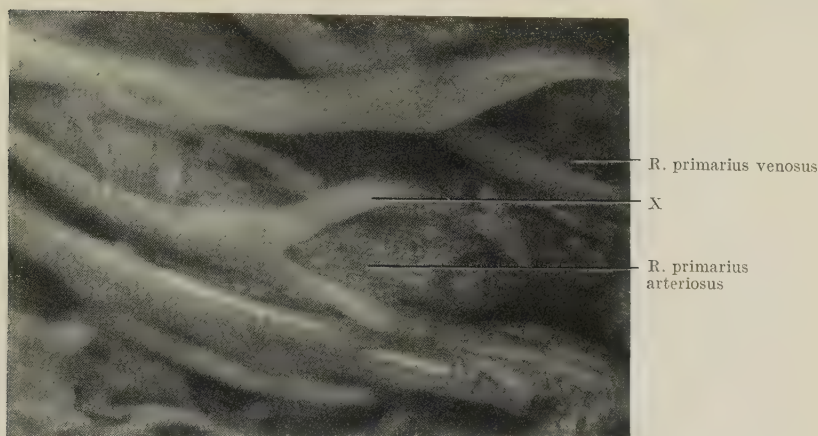


Abb. 4. Vegetative Nervenfasern bei stärkerer Vergrößerung. Die mit x bezeichnete Faser in Bildmitte zieht von der Vorderwand der Arterie zur Rückwand der Vene. Rr. primarii. Zeiss-Stemi, Ok. 8, Obj. 16, Photovergrößerung auf das 12fache

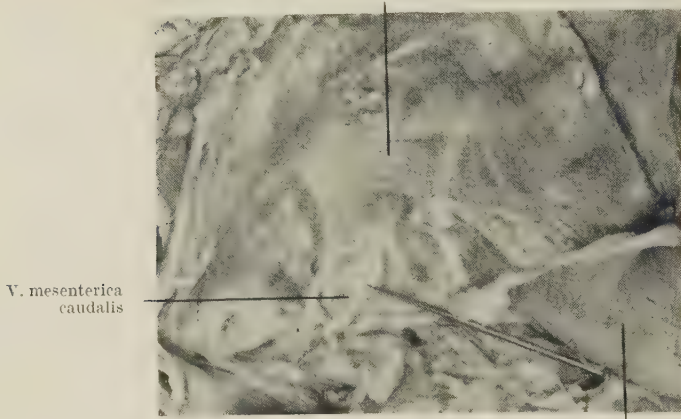
membranen und schließt so Gefäßwand und Tunica muscularis duodeni zu einer funktionellen Einheit zusammen.

Das Krankheitsbild des arterio-mesenterialen Duodenalverschlusses charakterisiert am besten die engen funktionellen Beziehungen zwischen Duodenum und Mesenterialgefäßen. Bei kachektischen Patienten, die lange im Bett gelegen waren, obturiert die A. mesenterica cranialis manchmal das Duodenum bis zum vollständigen Darmverschluß (Geißendörfer u. a.).

b) Die *V. mesenterica caudalis*

Der Einbau der *V. mesenterica caudalis* wurde dort makroskopisch untersucht, wo sie nicht mit der gleichnamigen Arterie gekoppelt ist. In Abbildung 5 läuft die Vene auf der dorsalen Seite der Pars ascendens duodeni. Lockeres Bindegewebe bedeckt die Facies dorsalis duodeni, dessen Fasern in der glatten Muskulatur des Duodenums verankert sind. Sie strahlen in den ventralen und dorsalen Abschnitt der Tunica adventitia der *V. mesenterica caudalis* ein. Das fettfreie Bindegewebe ist scherringitterartig angeordnet und enthält vegetative Nervenfasern. Das Bindegewebe der Facies dorsalis duodeni und die Tunica adventitia der *V. mesenterica caudalis* bilden eine funktionelle Einheit. Die morphologischen Voraussetzungen für eine Lüftung der Vene bei der Duodenalperistaltik sind somit gegeben.

Bindegewebsfasern zwischen Duodenum und V. mesenterica



Tunica muscularis duodeni

Abb. 5. Makroskopisches Präparat der V. mesenterica caudalis an der dorsalen Duodenalwand. Der Schnittrand der Vene ist durch die Spitze einer Stecknadel markiert. Rechts unten die Tunica muscularis des Duodenum (dorsale Fläche der Pars ascendens) mit Lücken für den Durchtritt von Gefäßen. In Bildmitte schereingitterartig angeordnete Bindegewebsfasern, die mit der Tunica muscularis duodeni verbunden sind und in die Tunica adventitia der V. mesenterica caudalis einstrahlen.

Leica, Unterwasseraufnahme, Photovergrößerung auf das 3fache

4. Rami I. bis III. Ordnung der Vasa mesenterica cranialia

a) Parallele Stämme

Aus dem linken Umfang der A. und V. mesenterica cranialis entspringen nach links und unten 11 bis 16 Rr. jejunales et ilei. Die Rr. primarii der A. und V. mesenterica cranialis verlaufen meist parallel zueinander. Durch starke gemeinsame Gefäßscheiden sind sie auf eine Strecke von etwa 5 cm aneinander gekoppelt. Da die Rr. primarii zunächst auf sehr engem Raum zusammenliegen, flankieren teilweise je zwei Venenäste einen Arterienast und umgekehrt. Der menschliche Körper besitzt keine zweite Region, die, ähnlich dicht gedrängt, eine vergleichbar große Anzahl von Arterien- und Venenzweigen dieses Kalibers aufweisen könnte. Besonders unter den Rr. jejunales finden sich auch paarweise gekoppelte Arterien- und Venenstämme zweiter Ordnung.

Die A. und V. ileocolica und die A. und V. colica media gehen aus der rechten Circumferenz der Mesenterialgefäße hervor. Arterie und Vene ziehen parallel und haben gemeinsame Gefäßscheiden. Die Rr. jejunales und ilei II. und III. Ordnung sind verbunden durch

Anastomosenketten, die zwei- oder dreifachen Hallerschen Arkaden. Sieglbauer sah einfache Arkaden im Mesenterialbereich des Jejunums, zwei- und dreifache beim Ileum. Diese Angaben können wir nicht bestätigen; vielmehr zeigten unsere Präparate auch im jejunalen Abschnitt zwei, selten drei arterielle und venöse Bogenreihen.

b) Überkreuzungen zwischen Arterien und Venen

Das Gefäßgebiet des Mesenteriums zeichnet sich aus durch zahlreiche Überkreuzungen zwischen Arterien- und Venenästen. Dafür gibt es zwei Gründe:

1. Die V. mesenterica cranialis liegt rechts neben der Arterie: die Venenäste führen das Blut auch aus dem links und kranial gelegenen

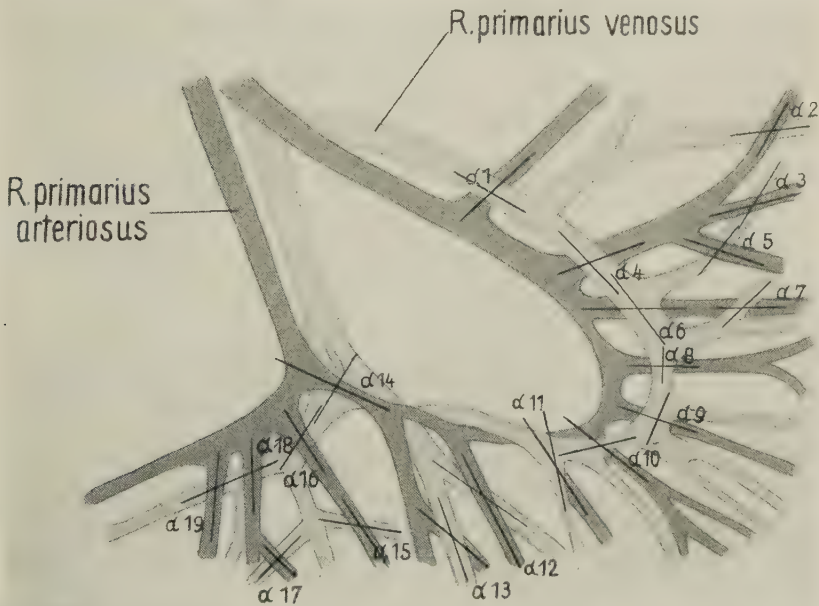


Abb. 6. Analyse der Kreuzungsstellen zwischen den Arkaden und den Vasa propria intestini. Arterielle und venöse Arkadenreihen sind gegeneinander versetzt (siehe Text).

$\alpha_1 = 70^\circ$, $\alpha_2 = 34^\circ$, $\alpha_3 = 46^\circ$, $\alpha_4 = 60^\circ$,
 $\alpha_5 = 67^\circ$, $\alpha_6 = 90^\circ$, $\alpha_7 = 68^\circ$, $\alpha_8 = 62^\circ$,
 $\alpha_9 = 46^\circ$, $\alpha_{10} = 37^\circ$, $\alpha_{11} = 27^\circ$, $\alpha_{12} = 30^\circ$,
 $\alpha_{13} = 16^\circ$, $\alpha_{14} = 60^\circ$, $\alpha_{15} = 90^\circ$, $\alpha_{16} = 81^\circ$,
 $\alpha_{17} = 70^\circ$, $\alpha_{18} = 70^\circ$, $\alpha_{19} = 80^\circ$.

Die schematische Skizze wurde nach der Photographie eines Originalpräparates gezeichnet

Mesenterialabschnitt des Jejunums ab. Die Rr. ilei der Arterie gelangen auch zu den kaudal und rechts gelegenen Abschnitten für das Ileum. So muß es zwangsläufig an vielen Stellen zu Überkreuzungen von Arterien- und Venenästen kommen. Die Aa. ileocolica und colica media laufen senkrecht über die V. mesenterica cranialis hinweg.

2. Die meisten Gefäßkreuzungen treffen auf das Gebiet der Hallerschen Arkaden und das der Vasa propria intestini. Arterielle und venöse Bögen decken sich nämlich nicht, sondern haben verschiedenen Abstand vom Darm. In Abbildung 6 sind die Kreuzungswinkel analysiert, sie betragen zwischen 16° und 90° . Gesetzmäßigkeiten für die Größe des Kreuzungswinkels in den einzelnen Gefäßbezirken bestehen nicht. Allein in dem kleinen Gefäßausschnitt der Abbildung 6 kreuzen sich Arterien- und Venenäste an 20 Stellen. Venen- und Arteriensystem weichen in ihrer Lage nicht nur in kranio-caudaler Richtung voneinander ab, sondern sind auch in transversaler gegeneinander verlagert. Manchmal sind die Venen in die Zwickel dichotomischer Arterienteilungen eingebettet; auch Venenfenster kommen vor.

Weder an Injektionspräparaten fötaler Mesenterien, noch bei Beobachtungen am lebenden Tier findet man Gesetzmäßigkeiten in

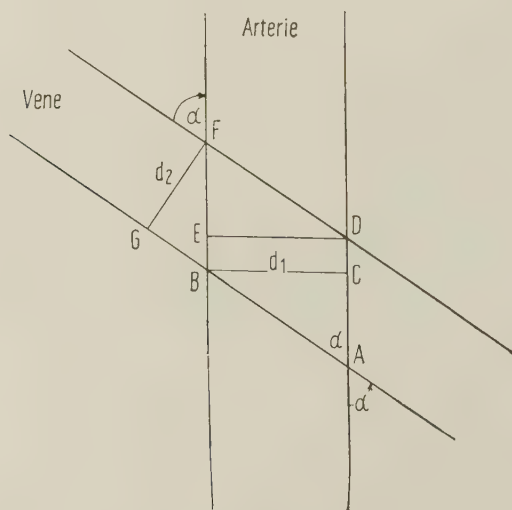


Abb. 7. Skizze zur Berechnung der Berührungsfläche zweier sich unter dem Winkel α kreuzender Gefäße mit dem Durchmesser d_1 (Arterie) und d_2 (Vene). Viereck ABDF = Berührungsfläche F

der Lage der Gefäße zueinander, derart, daß die Venen die konvexen Seiten der Arterienbögen bevorzugen würden.

Diese Ergebnisse demonstrieren die enge Verflechtung des arteriellen Gefäßnetzes mit dem venösen. In einem Mesenterium konnten etwa 250 Gefäßkreuzungen ermittelt werden; eine Zahl, die sicher noch zu niedrig gegriffen ist, da es unmöglich ist, alle Vasa propria intestini zu erhalten.

An den Schnittpunkten ist die Berührungsfläche zwischen Arterie und Vene abhängig von dem Winkel, unter dem sich die Gefäße kreuzen. Diese Fläche spielt für spätere funktionelle Folgerungen eine wichtige Rolle. Die Winkel sind für ein Gefäßpaar sicher nicht konstant, da die Gefäßmaschen bei den Darmbewegungen gegeneinander beweglich sein müssen. In Abbildung 7 seien die Durchmesser der beiden Gefäße d_1 und d_2 , der Kreuzungswinkel α . Die Berührungsfläche soll in Annäherung als Parallelogramm betrachtet werden. Das Viereck $ABDF$ gibt die Berührungsfläche F wieder. Sie beträgt:

$$F' = 2 \cdot \frac{d_1^2 \cdot \operatorname{ctg} \alpha}{2} + d_1 \cdot \left(\frac{d_2}{\sin \alpha} - d_1 \cdot \operatorname{ctg} \alpha \right);$$

$$F = \frac{d_1 \cdot d_2}{\sin \alpha}.$$

Die Fläche wird um so größer, je kleiner der Winkel α ist. Für den Grenzfall, daß zwei Gefäße parallel zueinander verlaufen, beträgt ihre Berührungsfläche:

$$F = (d_2 - d_1) \cdot l,$$

falls $d_2 > d_1$ und l die Länge des gemeinsamen Verlaufes bedeutet.

c) Die Analysen der Gefäßscheiden

α Fettgewebe

Für funktionelle Folgerungen ist es von entscheidender Bedeutung, den Einbau der Vasa mesenterica cranialia in das Mesenterium und die Verbindungen zwischen Arterien und Venen zu klären. In der uns zugänglichen Literatur fanden wir hierüber keinerlei Angaben. Die Gefäßscheiden sind bei den Vasa mesenterica cranialia und deren Ästen I. bis III. Ordnung einheitlich konstruiert.

Das Fett innerhalb der Gefäßscheiden stellt quantitativ deren wesentliches Bauelement dar. Es maskiert die Faserstrukturen, die

erst sichtbar werden, wenn man das Fett mit Äther extrahiert hat. Wie in anderen Gefäßgebieten, sind die Arterienscheiden stärker entwickelt als die Venenscheiden. Die Hüllen parallel ziehender Gefäße lassen sich in toto aus der Umgebung isolieren. Zwischen den Gefäßstraßen des Mesenteriums ist die Masse des Speicherfettes eingelagert.

β Schichtenbau der Gefäßscheiden

Die Gefäßscheiden gekoppelter Gefäßpaare wurden an Lupenpräparaten bei 3- bis 20facher Vergrößerung und an mikroskopischen Schnitten untersucht. Ihrem unterschiedlichen Fettgehalt entsprechend sind die einzelnen Lamellen der Gefäßscheiden mehr gelblich oder weißlich gefärbt und können dadurch voneinander getrennt werden. Die äußeren Schichten zeichnen sich aus durch den größten Fettgehalt. In der Nähe der Tunica muscularis der Gefäße herrschen Bindegewebsfasern vor.

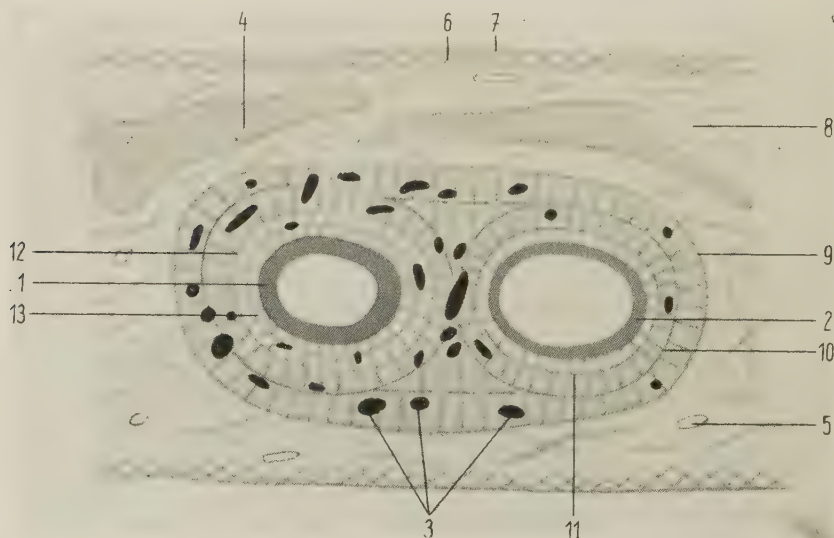


Abb. 8. Schema zum Einbau der Mesenterialarterienäste und der Venenäste. Die Skizze ist nach Lupen- und mikroskopischen Präparaten entworfen worden. Die vegetativen Nervenfasern liegen alle innerhalb der Tunica adventitia communis interna. Die gezeigten Verhältnisse gelten nicht für die Vasa propria intestini.

- | | |
|---------------------------|------------------------------------|
| 1 Arterie | 8 Speicherfett |
| 2 Vene | 9 Tunica adventitia communis ext. |
| 3 Vegetative Nervenfasern | 10 Tunica adventitia communis int. |
| 4 Lymphknoten | 11 Tunica advent. propria venae |
| 5 Lymphgefäße | 12 Tun. advent. propria art. ext. |
| 6 Stratum fibrosum | 13 Tun. advent. propria art. int. |
| 7 Stratum serosum | |

Abbildung 8 zeigt die Schichtenfolge in den Gefäßscheiden schematisch. Die Zeichnung ist nach den an Lupenpräparaten und histologischen Schnitten erhobenen Befunden entworfen. Unter der Serosa und der Speicherfettschicht mit Lymphgefäßen und Lymphknoten trifft man auf die Tunica adventitia communis externa. Diese Schicht ist fettreich und umgibt die Gefäßpaare zirkulär. Fettärmer ist die Tunica adventitia communis interna; ihre Fasern verlaufen teils ringförmig, teils schieben sich schwächere Fasern zwischen Arterie und Vene; d. h., sie verbinden den vorderen Umfang der Arterie mit dem hinteren der Vene und umgekehrt. Sie entsprechen den Achtertouren, die v. Lanz, Kressner und Schwendemann (1938) für die Gefäße der unteren Extremität beschrieben haben. Die Arterie besitzt eine doppelte Adventitia propria (externa und interna), die vorwiegend Bindegewebsfasern und nur wenig oder kein Fett enthält. Die Bindegewebsfasern strahlen von der Tunica adventitia propria interna in die Tunica muscularis des Gefäßes ein. Die Venen sind in eine schwache, einschichtige Adventitia propria eingebettet. Die Gefäßscheiden muß man auffassen als lokale, funktionell bedingte Verstärkungen des ubiquitären Binde- und Fettgewebes.

Den Schichtenbau der Gefäßscheiden bestätigen auch mikroskopische Präparate. Dicke Schnitte von 20 bis 40 μ gewähren die

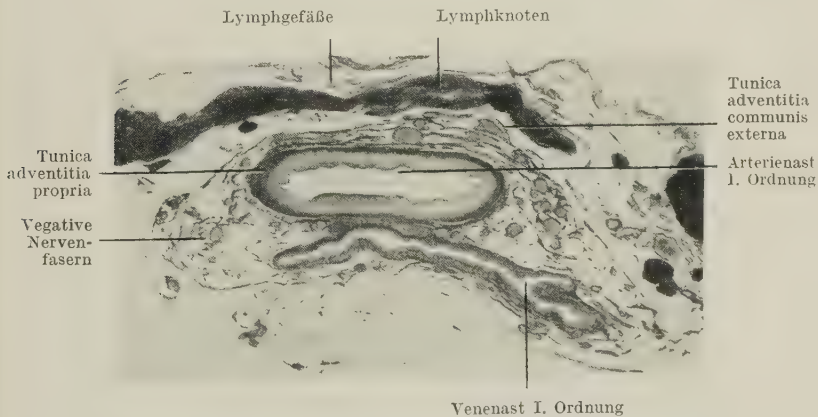


Abb. 9. Querschnitt eines straff gekoppelten Astpaares II. Ordnung. Genaue Beschreibung im Text. Die Tunica adventitia communis externa umgibt das Gefäßpaar zirkulär. Im Bild oben und rechts liegen mehrere Lymphknoten. Die vegetativen Nervenfasern liegen alle innerhalb der Tunica adventitia communis externa, die Lymphgefäße außerhalb dieser Grenzlinie.

Formol, Paraffin, 40- μ -Schnitt; van Gieson, Reprogerät,
Photovergrößerung auf das etwa 10fache

beste Übersicht. Die Abbildung 9 zeigt den Einbau von Mesenterialgefäßästen II. Ordnung: Die Tunica adventitia communis externa grenzt allseitig das dichte Bindegewebe der Tunica adventitia von dem lockeren Speicherfett ab, das die Lymphknoten und Lymphgefäße enthält. Das Bindegewebe innerhalb dieser „Grenzschicht“ ist reichlich entwickelt und stellt die Tunica adventitia communis interna dar. Unmittelbar perivasal erkennt man die Tunica adventitia propria arteriae et venae. Diejenige der Arterie ist durch einen feinen Spalt in eine innere und äußere Lage getrennt. Die Tunica adventitia propria externa enthält noch geringe Mengen Fett, die interna ist fettfrei. Zwischen Arterie und Vene ist das Bindegewebe besonders dicht, Fettgewebe fehlt an dieser Stelle. In der intervasalen Zone kreuzen sich die Fasern, die in Achtertouren um Arterien- und Venenäste verlaufen.

γ Bindegewebsfasern in den Gefäßscheiden

An Häutchenpräparaten kann man die Baubestandteile der arteriellen und venösen Tunica adventitia studieren. Im polarisierten Licht leuchten die kollagenen Fasern auf. Sie sind deutlich gewellt (Abb. 10, 11) und scherengitterartig zu dichten Geflechten verbunden (Abb. 12). Die Wellung der Fasern und die Scherengitterkonstruktionen haben ihre Ursache in der funktionellen Beanspruchung des kollagenen Gewebes (Wallraff, Nauck).

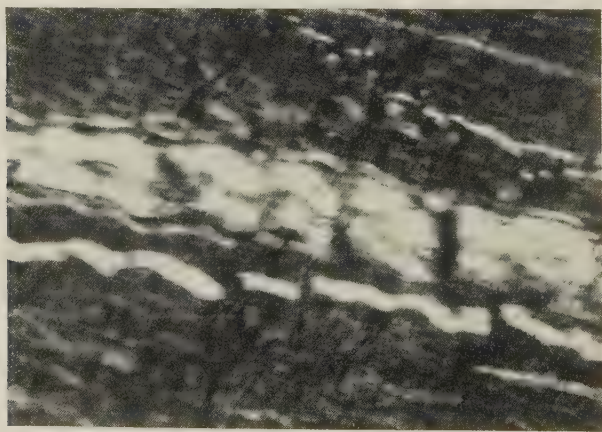


Abb. 10. Zwei kollagene Faserbündel im polarisierten Licht, deutliche Wellung. Häutchenpräparat; Resorcin Fuchsin Färbung.

Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 6,3, Photovergrößerung auf das 150fache

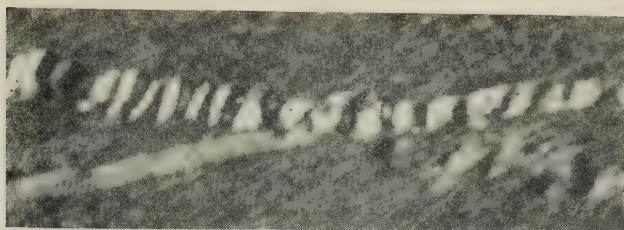


Abb. 11. Zwei gewellte kollagene Faserbündel, die sich spitzwinklig kreuzen. Aus der Gefäßscheide von Mesenterialgefäßästen II. Ordnung. Polarisiertes Licht; Häutchenpräparat Resorcin Fuchsin gefärbt
Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 6,3, Photovergrößerung auf das 240fache

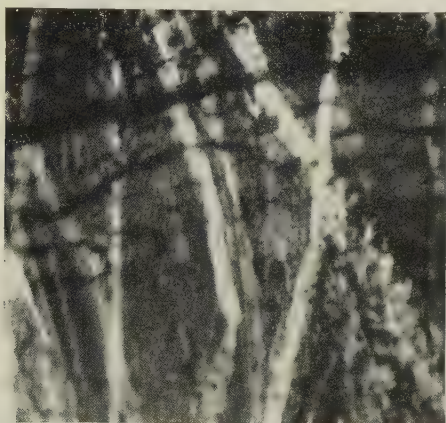


Abb. 12. Kreuzungen von Bündeln kollagener Fasern. Häutchenpräparat der Gefäßscheiden im polarisierten Licht; Resorcin Fuchsin Färbung. Beachte die Scherengitterkonstruktion.

Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 6,3, Photovergrößerung auf das 200fache

Im arteriellen und venösen Teil der Tunica adventitia färben sich mit Resorcin Fuchsin elastische Fasern (Abb. 13). Auch vegetative Nervenfasern kann man in den Häutchenpräparaten erkennen. Die präkollagenen Fasern wurden in Häutchen- und mikroskopischen Präparaten nach der Methode von Gömöri versilbert.

Unter der Lupe kann man an entfetteten Präparaten die kollagenen Fasergitter genauer betrachten. Besonderen Wert legten wir auf die Analyse der Tunica adventitia communis interna. Ihre Fasern kann man am besten sichtbar machen, wenn man den Arterien- und Venenast sondiert und die beiden Sonden auseinander zieht. Dadurch zerstört man zwar die Fasergitter, die einzelnen Faser-

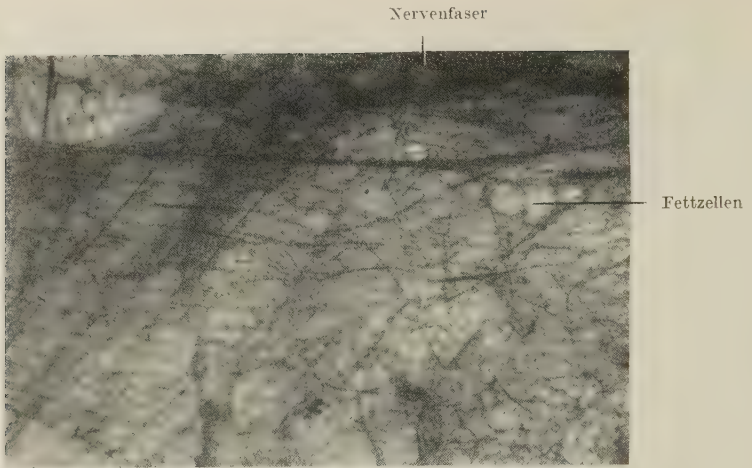


Abb. 13. Netze elastischer Fasern. Häutchenpräparat der Gefäßscheiden. Oben rechts im Bild erkennt man ein Nervenfaserbündel. Resorcin Fuchsin Färbung. Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 6,3, Photovergrößerung auf das 200fache

bündel jedoch sind deutlicher zu erkennen, besonders wenn man sie mit Igelstacheln unterlegt hat. Die kollagenen Fasern besitzen einen hohen Elastizitätsmodul, koppeln also Arterie und Vene fest aneinander. Das ist wichtig für funktionelle Schlußfolgerungen.

Parallele Arterien- und Venenäste sind durch Fasermembranen verbunden, in deren Maschenräume Fett eingelagert ist. Die Abbildungen 14 bis 18 zeigen teilweise nur einzelne Fasern aus diesen Membranen, geben deshalb die wahren Verhältnisse vereinfacht, aber übersichtlicher wieder. Die Fasern bilden untereinander und mit der Gefäßwand verschieden große Winkel.

δ Vegetative Nervenfasern

In die Tunica adventitia der Vasa mesenterica und in diejenige ihrer Äste sind dichte Geflechte vegetativer Nervenfasern eingefügt (Abb. 3 und 4). Man kann sie in Lupenpräparaten und mikroskopischen Schnitten besonders an den größeren Gefäßästen in großer Zahl finden. Alle vegetativen Nervenfasern, welche die Vasa mesenterica cranialia und ihre Äste I. bis III. Ordnung begleiten, breiten sich ausnahmslos innerhalb der Tunica adventitia communis externa aus. Das trifft für die periarteriell, wie auch für die perivenös gelegenen Fasern zu. Nicht eine einzige vegetative Nervenfaser

konnten wir an zahlreichen untersuchten Querschnitten in der Fetthüllschicht feststellen (Abb. 9). Gesetzmäßig verhalten sich auch die Lymphgefäße. Die Nervenfasern liegen häufiger periarteriell als perivenös. An einem Querschnitt eines Arterienastes wurden in dessen Adventitia fast 200 Nervenfaserquer- und -längsschnitte festgestellt.

Das Phänomen der Querstreifung zeigen die vegetativen Nervenfasern aller Gefäßgebiete sowohl periarteriell als auch perivenös. Isoliert man die Nervenfaser gemeinsam mit ihrem Epineurium, so bleibt die Querstreifung bestehen. Sie ist beim Erwachsenen ausgeprägter als beim Fötus und Neugeborenen. Sie wird verdeutlicht durch Färbung der Nervenfasern mit Methylenblau.

Nauck beobachtete die Querstreifung zuerst bei cerebros spinalen Nerven und deutete sie als Wellung. Diese Ansicht darf man auf die Querstreifung der vegetativen Nervenfasern übertragen. Folgendes einfaches Experiment soll diese Behauptung beweisen: Eine kräftige, etwa 4 cm lange Nervenfaser wurde mit dem Epineurium präpariert und die beiden Enden an je einem Korkstückchen befestigt. Zieht man die Korkplättchen auseinander und dehnt dadurch die Nervenfaser, so verschwindet die Querstreifung. Sie tritt wieder auf

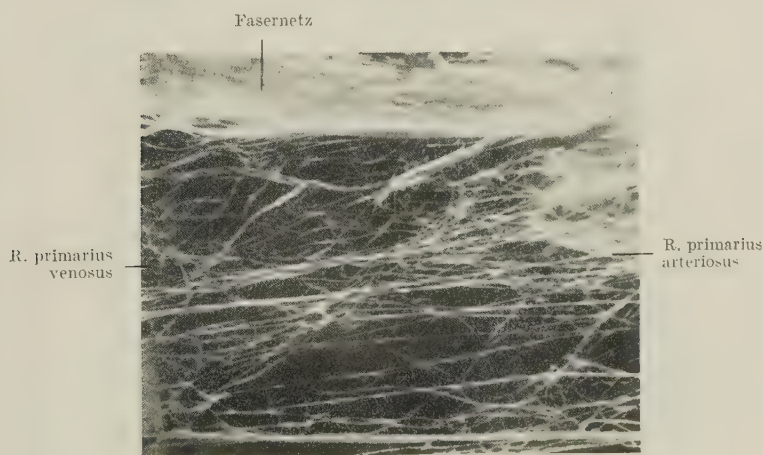
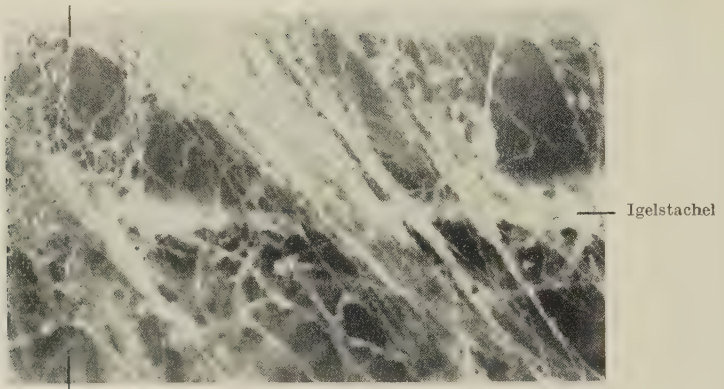


Abb. 14. Faserpräparat der Gefäßscheiden; die Fasern gehören der Tunica adventitia communis interna an. Die Präparate sind durch Extraktion des Fettes mit Äther gewonnen worden. Oben im Bild eine Membran von Bindegewebsfasern. Diese Membranen enthalten noch reichlich Fett, sie verbinden Arterien- und Venenäste miteinander. Arterie und Vene sind kräftig auseinandergezogen.

Zeiss-Stemi, Obj. 10, Ok. 20, Photovergrößerung auf das 20fache

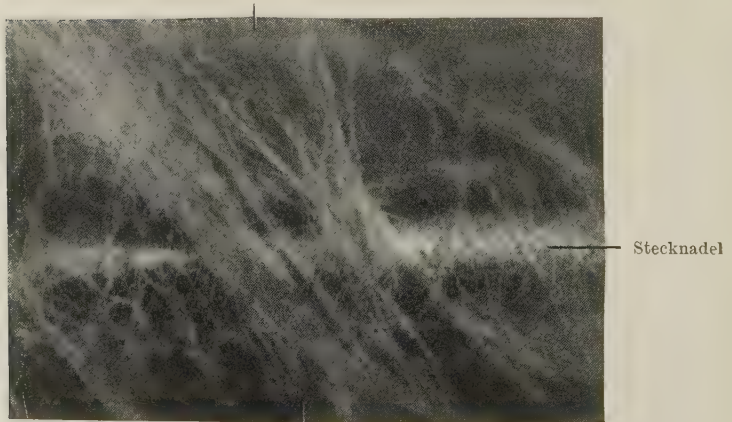
R. primarius venosus



R. primarius arteriosus

Abb. 15. Kollagene Fasermembranen, die Arterien- und Venenast aneinanderkoppeln. Die Fasern sind durch einen Igelstachel unterlegt. Fasern, die nicht maximal gespannt sind, zeigen deutliche Wellung.
Lupenpräparat nach Fettextraktion mit Äther. Zeiss-Stemi, Ok. 20, Obj. 10, Photovergrößerung auf das 25fache

R. secundarius venosus



R. secundarius arteriosus

Abb. 16. Kollagene Fasern, die Arterien- und Venenast der Vasa mesenterica cranialia miteinander verbinden. Die Fasern sind durch eine unterlegte Stecknadel verdeutlicht; sie bilden mit den Gefäßwänden spitze Winkel.
Zeiss-Stemi, Ok. 20, Obj. 10, Photovergrößerung auf das 25fache

wenn man die Faser entspannt (Abb. 19a und b). Die Wellung mag zum Teil durch Schrumpfung des Epineuriums durch die Fixierung verursacht sein. Im mikroskopischen Präparat ist die Wellung ebenfalls erkennbar (Abb. 20).

Die Wellung der vegetativen Nervenfasern und der kollagenen Fasern sowie deren Scherengitterkonstruktion sind aufzufassen als Reservelängen. Die Elemente der Gefäßscheiden werden nämlich durch Darmbewegungen und arteriellen Puls bzw. durch den Schleudermechanismus des Arterienrohres auf Zug beansprucht.

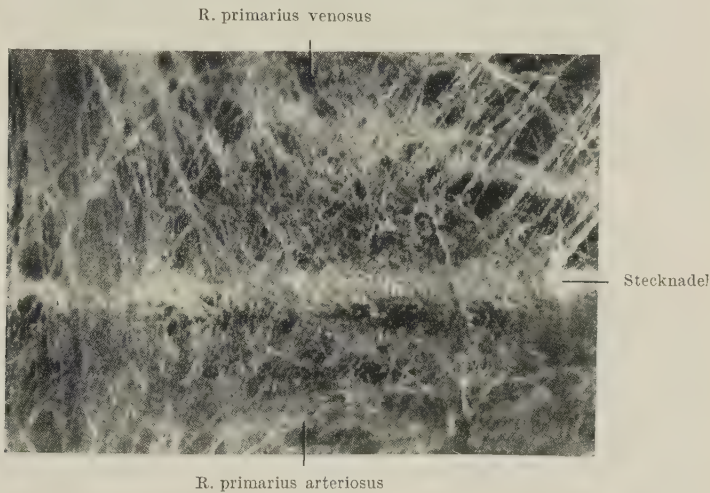


Abb. 17. Membran kollagener Fasern, die zwischen Arterien- und Venenast ausgepannt ist (unterlegt mit einer Stecknadel). Besonders links im Bild erkennt man das minutiöse Maschenwerk. Lupenpräparat nach Fettextraktion mit Äther.
Zeiss-Sterni, Ok. 20, Obj. 10, Photovergrößerung auf das 20fache

5. Die Vasa propria intestini

Für die Endäste der Vasa mesenterica cranialia haben wir die Bezeichnung Vasa propria intestini vorgeschlagen. Sie ziehen von den Arkaden II. oder III. Ordnung direkt zum Darm. Die Gesamtzahl der Vasa propria ist sehr groß, in einem Fall fanden wir über 200 Arterienäste; die Venenäste sind noch zahlreicher, da viele Arterien von zwei Venen begleitet werden. Die Vasa propria treten nicht unmittelbar am mesaraischen Darmrand in die Lücken der äußeren longitudinalen Tunica muscularis jejuni et ilei ein, sondern verlaufen etwa 1 cm lang subserös.

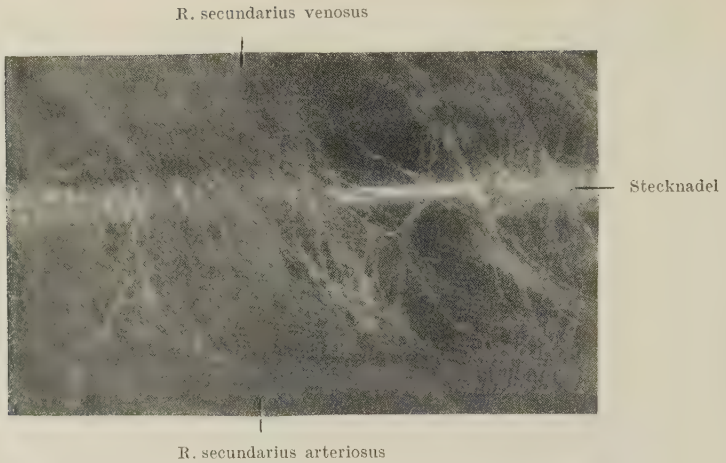


Abb. 18. Vollständig erhaltene Fasermembran zwischen Arterien- und Venenast. In die Maschen des Gitterwerkes ist noch Fett eingelagert, das im vorliegenden Präparat durch Äther herausgelöst ist.

Zeiss-Stemi, Ok. 20, Obj. 10, Photovergrößerung auf das 25fache

Die Aa. propriae beschreiben mehrere kleine Bögen, an deren konvexer oder konkaver Krümmung die Begleitvenen liegen können. Arterien und Venen können nur scharf getrennt werden, besitzen also eine koppelnde Gefäßscheide.

Der Einbau der Vasa propria intestini unterscheidet sich in vielen Punkten von dem der Vasa mesenterica cranialia und ihrer Äste. Die Scheiden der Endäste sind wesentlich einfacher gebaut. Die Klärung des Einbaues der Vasa propria bleibt der mikroskopischen Untersuchung vorbehalten. Für die Einzelbeschreibung ist es zweckmäßig, folgende Gefäßstrecken festzulegen:

Die Pars mesenterialis, die Gefäßstrecke zwischen den Arkaden und dem mesaraischen Darmrand; die Pars subserosa, die Gefäßstrecke vom mesaraischen Darmrand bis zum Durchtritt der Gefäße durch die äußere Längsmuskelschicht; ferner die Pars intramuralis und die Pars submucosa.

a) *Pars mesenterialis:*

An mit Methylbenzoat aufgehellten Präparaten kann man feststellen, daß die Aa. und Vv. propriae Schlingen als Reservelängen für die Darmbewegung bilden. Mikroskopische Längsschnitte



Abb. 19 a) und b). Isolierte vegetative Nervenfasern aus der Tunica adventitia von Mesenterialgefäßästen.

a) entdehnt, b) gedehnt (siehe Text)

Die entdehnte Faser ist quergestreift als Ausdruck ihrer Wellung; im gedehnten Zustand verschwindet die Querstreifung.

Zeiss-Stemi, Ok. 8, Obj. 10, Photovergrößerung auf das 10fache

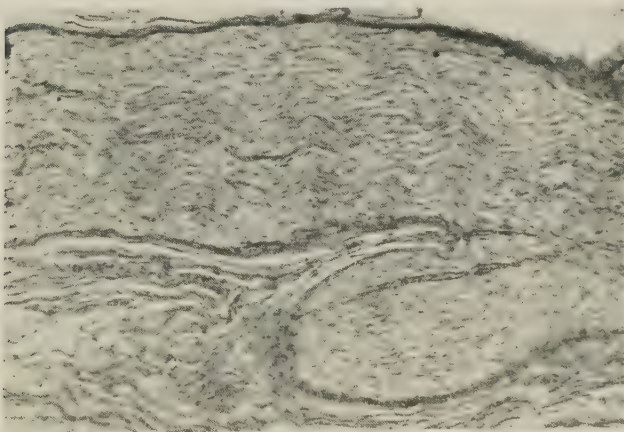


Abb. 20. Mikroskopisches Bild einer vegetativen Nervenfasern aus dem arteriellen Teil der Tunica adventitia. Die Wellung des Faserbündels ist auch mikroskopisch deutlich.

Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 6,3, Photovergrößerung auf das 150fache

(Abb. 21) beweisen die enge Koppelung von Arterien und Venen durch Bindegewebsfasern. Häufig jedoch liegen intervalsal Fettschichten unterschiedlicher Dicke. Je näher Arterie und Vene dem Darm kommen, um so stärker sind sie aneinander gekoppelt (Abb. 22). Eine Tunica adventitia communis externa verbindet die Gefäße nur in der Nähe der Arkaden. Ziemlich kräftig dagegen ist die einschichtige Tunica adventitia communis in Darmnähe ausgebildet. Die Tunica adventitia propria arteriae et venae besteht aus jeweils einer Lage. Nervenfasern und Lymphgefäße zeigen keine gesetzmäßigen Beziehungen zu den Gefäßscheiden, im Gegensatz zu den Vasa mesenterica. Die Lymphgefäße liegen meist innerhalb der Tunica adventitia communis externa, also gefäßnah. Nervenfasern finden sich innerhalb und außerhalb dieser Schicht.

b) *Pars subserosa:*

Subserös sind die Vasa propria durch straffes, fettfreies Bindegewebe gekoppelt; wir finden also hier eine grundsätzlich andere Art des Gefäßeinbaues. Die Tunica adventitia propria der Arterien und Venen gehen ineinander über, teilweise beschreiben ihre Fasern Achtertouren. Die Arterien sind stellenweise nur wenig dickwandiger als die Venen, können aber durch die Resorcin Fuchsin Färbung unterschieden werden. Die Gefäße sind von vereinzelt elastischen Fasern umgeben. Zur Faseranalyse des Bindegewebes eignet sich die van-Gieson-Färbung sehr gut. An Querschnitten gekoppelter Arterien- und Venenäste fallen Bindegewebsfasern auf, die sich zwischen Arterie und Vene gabeln und teils in die Tunica adventitia der Arterie, teils in die der Vene einstrahlen.

c) *Pars intramuralis:*

Das Bindegewebe der Darmlängs- und -ringmuskulatur geht über in die Tunica adventitia der Gefäße, welche die Tunica muscularis des Darmes durchbohren. Arterien und Venen sind verankert an der glatten Muskulatur (Abb. 23). Es sei zur Diskussion gestellt, inwiefern dadurch die Darmperistaltik die Blutströmung in den Venen beeinflussen kann.

d) *Pars submucosa:*

In der Tunica submucosa sind die Gefäße von Fett- und Bindegewebe umgeben. Die Tunica muscularis des Darmes und die Tunica

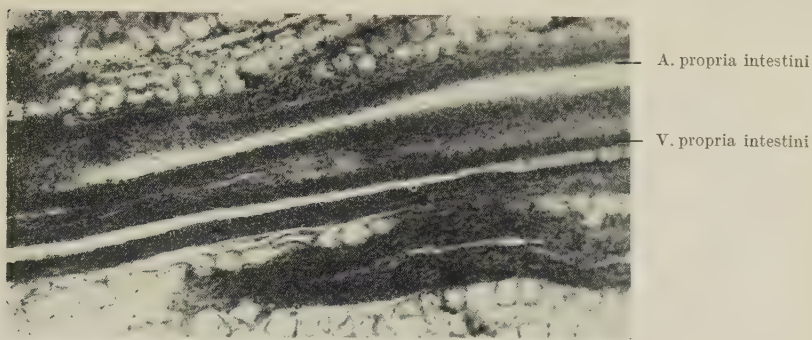


Abb. 21. Längsschnitt einer A. und V. propria, die in Fettgewebe eingebettet sind und von den Arkaden direkt zum Darm ziehen. Arterien- und Venenast sind eng aneinandergekoppelt.

Formol, Paraffin, 30- μ -Schnitt, Hämatoxylin-Eosin.

Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 6,3, Photovergrößerung auf das 40fache

muscularis mucosae sind mit der Tunica adventitia der Gefäße bindegewebig verbunden.

6. Vasa lymphacea

Zwischen Blut- und Lymphgefäßen des Mesenteriums bestehen zwei verschiedene Lagebeziehungen:

a) Die Vasa mesenterica cranialia und ihre Äste I. bis III. Ordnung werden von einem dichten Netz von Lymphgefäßen umgeben. Zur Radix mesenterii hin nimmt ihr Kaliber zu. Schließlich vereinigen sie sich außerhalb des Mesenteriums mit den Lymphstämmen der anderen Darmabschnitte zum Truncus intestinalis, der in die Cisterna chyli mündet.

In die Knotenpunkte des Lymphgefäßnetzes sind zahlreiche Lymphonodi intestinales eingeschaltet. Sieglbauer beschreibt 100 bis 200 Lymphonodi im Mesenterium. In mikroskopischen Präparaten erkennt man an Querschnitten, daß die Lymphgefäße und Lymphknoten alle außerhalb der Tunica adventitia communis externa liegen (Abb. 9). Man kann sie durch ihre Lage zu dieser Trennschicht daher makroskopisch von den vegetativen Nervenfasern unterscheiden, die ausnahmslos innerhalb dieser Scheide liegen.

b) Im Gegensatz dazu finden sich die feinen Lymphgefäße im Gefolge der Vasa propria intestini fast immer innerhalb der Tunica adventitia communis.

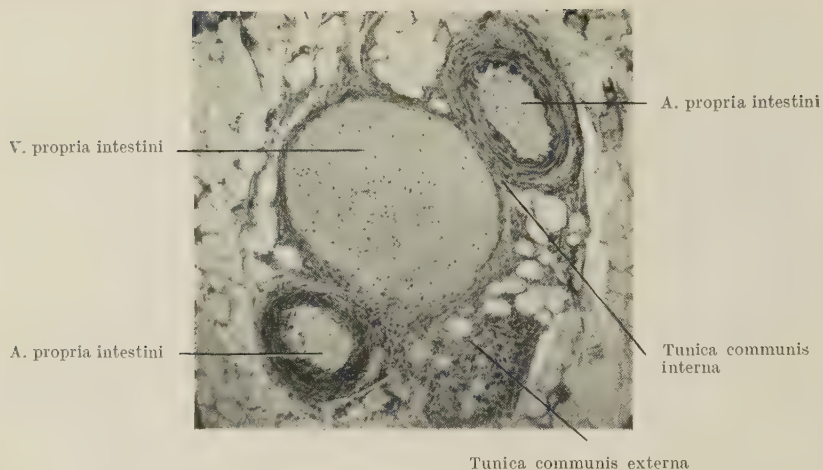


Abb. 22. Mesenteriale Verlaufsstrecke der Vasa propria intestini; Querschnitt. Arterien- und Venenäste sind durch die Tunica adventitia communis verbunden, die in Form von Achtertouren verläuft. Mesenterium des Erwachsenen.

Formol, Paraffin, 20- μ -Schnitt; Hämatoxylin-Eosin.
Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 16, Photovergrößerung auf das 110fache

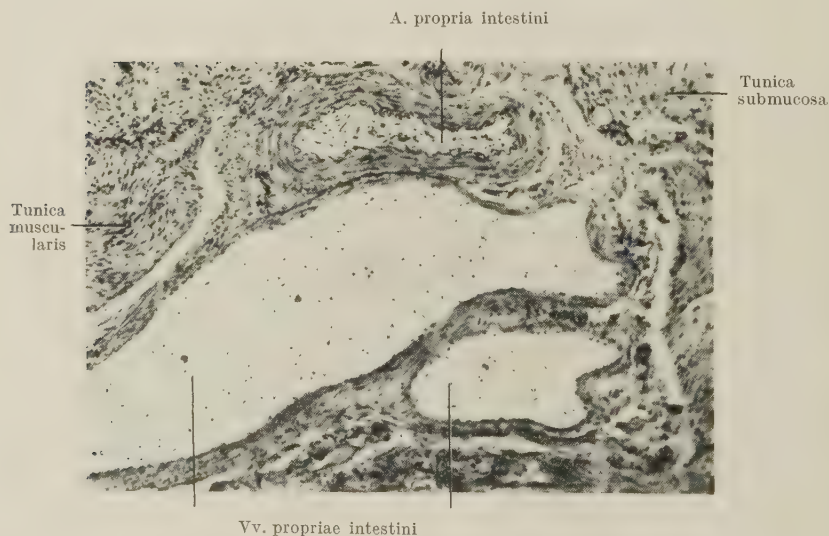


Abb. 23. Pars subserosa der Vasa propria intestini. Die Venen sind erheblich weitlumiger als die Arterienäste. Links und rechts im Bild die Tunica muscularis des Darmes; unten im Bild Darmschleimhaut. Mesenterium des Erwachsenen.

Formol, Paraffin, 30- μ -Schnitt, van Gieson.
Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 6,3, Photovergrößerung auf das 100fache

V. Klappen in den Vv. mesenteriales

1. Literaturübersicht

Die meisten älteren und neueren Lehrbücher beschreiben die Pfortader und ihre Äste als klappenlos: Benninghoff, Henle, Hyrtl, Sappey, Spanner-Spalteholz usw.

Testut, Rauber-Kopsch, Gegenbauer, Ueoka, Wilkie, Gillillau, Crisp u. a. wiesen darauf hin, daß beim Föten und Neugeborenen im Pfortaderbereich besonders in Darmnähe zahlreiche Klappen vorhanden seien, die sich im Laufe der Entwicklung vollkommen zurückbilden. Einzelne sollen erhalten bleiben, besonders in den kleinen Venen und an deren Mündungsstellen in die Arkaden.

Hochstetter beschrieb 1887 suffiziente Klappen in den Magenvenen; Bryant 1888 in den Darmvenen. In den langen und kurzen Darmvenen hatte auch Koeppe 1890 Klappen beobachtet. Die Venennetze der Tunica submucosa schildert dieser Autor als klappenlos; dagegen fand er Klappen in den Venen der Darmmuskulatur. Koeppe sah in einer langen Darmvene auf einer Strecke von 7 mm 9 funktionstüchtige Klappen. Wolff-Heidegger wies bei Hund und Katze Klappen in den Venen des Mesenteriums nach. Klappen in Venen von 20 bis 145 μ Durchmesser hatte als erster Dziallas nachgewiesen. Staubesand und Rulffs weisen bei der Diskussion der Funktion der Venenklappen auf die arterio-venöse Koppelung hin, teilen jedoch die Ansicht Volkmanns, Gollwitzer-Meiers u. a., daß die Venenklappen sich nicht schließen würden.

2. Eigene Untersuchungen

a) *Material und Methode*

Teils an Material aus dem Präparierkurs, teils an frischem Material wurden die Mesenterialvenen nach Klappen durchsucht. Dieser Untersuchung wurden Venen von menschlichen Leichen aller Altersklassen unterzogen.

Kügelgen und Zuleger wiesen Klappen in den Venen des Nierenbeckens und der Niere nach, indem sie die Innenwand der aufgeschnittenen Venen entgegen der Stromrichtung mit einer Rekordspritze bespülten. Dadurch stellten sich die Klappen und konnten unter dem Zeiss-Stemi leichter gefunden werden. Mit einigen Abänderungen bedienten wir uns des gleichen Verfahrens: Die isolierten Venen wurden mit einer feinen Schere der Länge nach eröffnet, soweit es ihre Größe zuließ. Die Venenwand wurde mit Igelstacheln auf kleinen Korkplatten ausgebreitet. Zuvor waren die Venen durch Injektion von Bouinscher Flüssigkeit entgegen der Stromrichtung fixiert worden. Unter Wasser wurde die aufgespannte Veneninnenwand entgegen der Blutstromrichtung mit einer feinen Pipette bespült und gleichzeitig unter dem Zeiss-Stemi bei 3- bis 8facher Vergrößerung beobachtet.

b) *Befunde*

α Venenklappen beim Erwachsenen

Die Venen, die noch mit einer feinen Schere eröffnet werden konnten, waren mit Sicherheit klappenfrei. Es handelte sich dabei

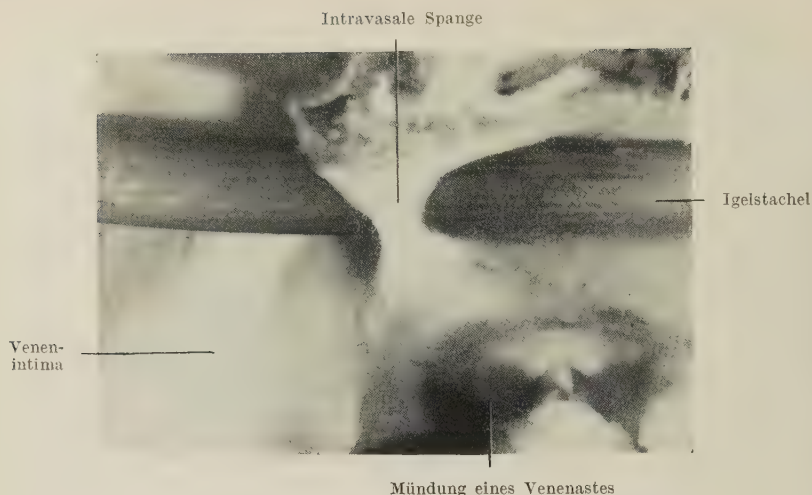


Abb. 24. Innenwand eines Mesenterialvenenastes. Mit einem Igelstachel wurde eine der eigenartigen Spangen im Venenlumen hervorgehoben (siehe Text). Rechts unten: Mündung eines Venenseitenastes.

Zeiss-Stemi, Ok. 10, Obj. 16, Photovergrößerung auf das 30fache

um Äste der *V. mesenterica* bis einschließlich der ersten und zweiten Arkaden. Die *Vasa propria* wurden mikroskopisch untersucht.

In den Mesenterialvenen des Erwachsenen haben wir an zahlreichen Stellen eigenartige Spangen, die von Endothel überzogen sind, gesehen. Sie liegen meist in den Zwickeln an den Einmündungen eines Venenseitenastes, an den Mündungen ganz kleiner Venen oder sind im Lumen einer Vene ausgespannt ohne Beziehungen zu Nebenästen (Abb. 24). Kügelgen und Zuleger haben in den Nierenvenen ähnliche Gebilde beschrieben. Sie deuteten sie als Klappenrudimente. In funktioneller Hinsicht sind diese intravasalen Bildungen nicht näher untersucht worden.

Die intramuralen Abschnitte der *Vv. propriae* wurden an Serienlängs- und -querschnitten histologisch nach Klappen durchsucht. Koeppe hatte 1890 in diesen Venen beim Erwachsenen reichlich Klappen beschrieben. In umfangreichen Serien konnten wir keinerlei klappenähnliche Gebilde finden.

Im Laufe der postnatalen Entwicklung kommt es zur fortschreitenden Rückbildung der Venenklappen, die offenbar unter den veränderten hämodynamischen Verhältnissen im extrauterinen Leben — elastischer Zug der Lunge — funktionell entbehrlich werden.

Vegetative Nervenfasern

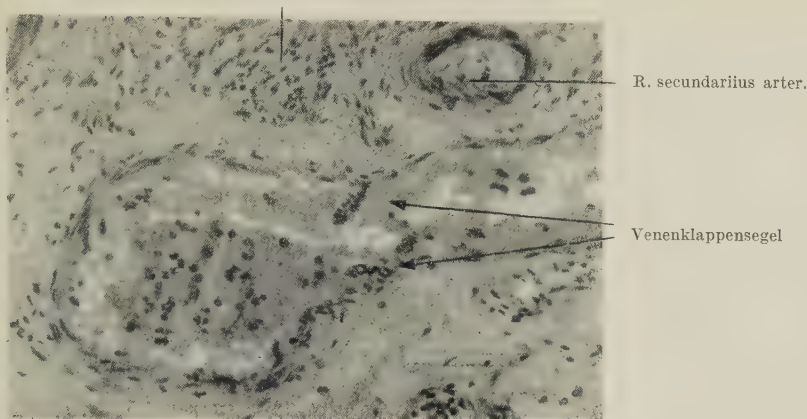


Abb. 25. Venenast aus dem Mesenterium des Neugeborenen. An der Einmündungsstelle eines von rechts kommenden Nebenastes sind die beiden Segel einer Venenklappe angeschnitten. Oben rechts ein kleiner Arterienast.
Formol, Paraffin, 20- μ -Schnitt, Hämatoxylin-Eosin.
Zeiss-W-Stativ, Ok. 8, Obj. 16, Photovergrößerung auf das 340fache

Beim Föten und Neugeborenen sollen auch in den Mesenterialvenen Klappen in großer Zahl vorhanden sein. Wegen der geringen Größe der Objekte bleibt für eine Überprüfung nur die mikroskopische Untersuchung an Serienschritten. Verschiedene Gefäßbezirke des Mesenteriums eines 1 Monat alten Säuglings wurden auf Venenklappen durchmustert. Beim Erwachsenen und beim Neugeborenen enthalten die Lymphgefäße meist zweisegelige Klappen in großer Anzahl.

 β Venenklappen beim Neugeborenen

In Serienschritten vom Mesenterium des Säuglings fanden wir in vielen großen und kleinen Venen, auch in postkapillaren Venen Gebilde, die auf Grund ihrer Färbbarkeit und Struktur als Klappen angesprochen werden müssen. Häufig findet man sie an der Einmündung einer kleineren Vene in eine größere (Abb. 25). Meist sind sie zweisegelig. Die Dicke der Klappen am Querschnitt beträgt etwa 15 bis 20 μ .

Zusammenfassend kann man sagen: Nach makroskopischen und mikroskopischen Befunden sind die Mesenterialvenen des Erwachsenen praktisch klappenfrei. Ganz vereinzelt mögen Klappen vorkommen, funktionell spielen sie aber keine nennenswerte Rolle.

Beim Neugeborenen und Föten enthalten die Mesenterialvenen in allen Gefäßgebieten zahlreiche, meist zweisegelige Klappen, deren Funktionsfähigkeit morphologisch gesichert erscheint.

VI. Besprechung der morphologischen Befunde und funktionelle Schlußfolgerungen

Wenn wir uns der Grenzen auch voll bewußt sind, die dem Versuch gesetzt sind, aus anatomischen Tatsachen funktionelle Schlußfolgerungen zu ziehen, so soll doch in diesem Abschnitt aus dem rein Morphologischen Funktionelles abgeleitet werden; versuchsweise gleichsam und ohne diesen Überlegungen einen höheren Wert als den einer Denkmöglichkeit, einer Hypothese einzuräumen. Es wäre Aufgabe physiologischer Methodik, diese Behauptungen zu realisieren oder ihre Unhaltbarkeit zu beweisen.

Wie weit lassen die mitgeteilten Befunde die Annahme einer arterio-venösen Koppelung im Bereich der A. und V. mesenterica cranialis zu?

Die topographischen Beziehungen von Arterien und Venen des Mesenteriums sowie die Konstruktion ihrer Gefäßscheiden lassen eine arterio-venöse Koppelung an folgenden Stellen möglich erscheinen:

1. Im Bereich der A. und V. mesenterica cranialis selbst, die durch starke Bindegewebsscheiden und durch Nervenfasern miteinander verbunden sind.

2. Die Äste I. Ordnung der A. und V. mesenterica cranialis verlaufen fast ausschließlich parallel, die Rr. secundarii et tertiarü zum Teil.

3. An zahlreichen Punkten überkreuzen sich Arterien- und Venenäste.

4. Besonders eng gekoppelt sind die Vasa propria intestini.

Im Mesenterium sind die Gefäße nach grundsätzlich anderen Prinzipien eingebaut als an der unteren Extremität. Dort sind Arterie und Vene in ihrer ganzen Länge aneinandergesekoppelt (v. Lanz, Kressner, Schwendemann, 1938).

Die Intensität der Pulsübertragung hängt direkt ab von der Größe der Berührungsflächen zwischen Arterien und Venen. Die Formel:

$$F = \frac{d_1 \cdot d_2}{\sin \alpha}$$

gibt ein Maß für die Größe dieser Fläche. Die Möglichkeit zur Pulsübertragung auf die Vene an den Kreuzungsstellen ist im einzelnen nur gering. Wegen der großen Anzahl der Kreuzungspunkte und der oft sehr spitzen Kreuzungswinkel wird der Venenblutstrom auch an diesen Stellen durch den arteriellen Puls gefördert. Vielleicht haben die Gefäßkreuzungen auch als funktionelle Venenklappen Bedeutung.

Das Fett bildet in den Scheiden der Mesenterialgefäße ein wesentliches Bauelement. Es ist in vivo flüssig und damit inkompressibel, hindert die Druckübertragung folglich nicht. An den Stellen der engsten Koppelung fehlt das Fettgewebe zwischen Arterie und Vene. Unter der Pulswelle nimmt das Volumen der Arterie zu; die kollagenen Fasern der gemeinsamen Gefäßscheide werden dadurch angespannt, das Venenlumen eingengt. Übersteigt das intervasale Fettpolster eine gewisse Mächtigkeit, kann die Möglichkeit zur Pulsübertragung nur gering sein. Solche Gefäßpaare haben keinen gemeinsamen Einbau, jedenfalls keinen funktionell bedeutsamen.

Die wichtigste Voraussetzung für die arterio-venöse Koppelung sah man bisher im Volumenpuls, einer Volumenzunahme der Arterie unter der Pulswelle. Manche Physiologen halten ihn für zu schwach, als daß er blutstromfördernd auf die Vene einwirken könnte. Die Arterienpulsation soll durch den sog. Schleudermechanismus des Arterienrohres (Burton-Effekt) zustande kommen. Solche Lageänderungen der Arterie können besonders an Überkreuzungsstellen eine Druck- oder Zugwirkung auf die Vene ausüben. Wie stark tatsächlich der Volumpuls ist — eine minimale Wirkung hat er auch nach Ansicht der Physiologen (Fleisch) —, ist u. W. noch nicht genau untersucht worden. Gesetzmäßigkeiten in der Lage der Venen- zu den Arterienästen, derart, daß etwa die Venen die konvexen Seiten der Arterienkrümmungen bevorzugen würden, konnten nicht festgestellt werden.

Die Berührungsstelle von A. und V. mesenterica cranialis soll sich in der Venenwand auszeichnen durch eine geringfügige Verschmälerung der Ringmuskelschicht. Eigene Messungen der Wandstärke an Venen, die Arterienästen unmittelbar benachbart lagen, ergaben keine Unterschiede. An den entsprechenden Stellen der V. femoralis und poplitea beobachtete Tedeschi (1941) Wandverbreiterungen. Brendle sah ganz allgemein in Arteriennähe eine Verschmälerung der Venenwand.

Durch zwei verschiedene Fasersysteme sind Arterien- und Venen-
äste im Mesenterium aneinandergekoppelt:

a) *Durch kollagene und elastische Fasernetze* der Gefäßscheiden, in die reichlich Fettgewebe eingelagert ist.

Die Wellung der kollagenen Fasern wurde an polarisations-optischen Bildern und an Lupenpräparaten gezeigt. Sie ist bedingt durch den Zug der elastischen Fasern und weist auf die Dehnbarkeit des Gewebes hin. Dieses ist solange verformbar, bis die Wellung der kollagenen Bündel ausgeglichen ist. Auch die Scherengitterkonstruktion der kollagenen Fasern spricht für die dauernd an den Gefäßscheiden wirksamen Zugkräfte. Der arterielle Volumpuls oder Lageveränderungen der Arterie unter der Pulswelle (Burton-Effekt) sowie die Darmbewegungen erklären die funktionelle Anordnung des Bindegewebes in den Gefäßscheiden.

b) *Durch vegetative Nervenfasern*, welche die Mesenterialgefäße und ihre Äste begleiten.

Die vegetativen Nervenfasern umgeben Arterien und benachbarte Venen zirkulär und in Achtertouren und sind gewellt (Nauck). Nervenfasern erfüllen im Mesenterium nebenbei noch mechanische Aufgaben. Übrigens findet man ähnliche Bauprinzipien auch in anderen Regionen: So dichten z. B. die Nervenstämme des Plexus brachialis gemeinsam mit den Vasa subclavia, der Muskulatur usw. die obere Thoraxöffnung ab, erfüllen also auch rein mechanische Funktionen. Das Epineurium der Nerven spielt für seine mechanische Belastungsfähigkeit eine große Rolle.

Der arterielle Puls hat nicht nur für das Venensystem funktionelle Bedeutung. Auch der Lymphstrom bedarf der Förderung, da den Lymphgefäßen der Transport der im Darm resorbierten Fette zum Ductus thoracicus obliegt, und dadurch die Darmlymphe eine erhöhte Viskosität besitzt. Im Bereich der Rr. primarii und secundarii der A. und V. mesenterica cranialis liegen die Lymphgefäße nur außerhalb der Tunica adventitia communis externa. Sie sind damit nicht beeinflussbar durch den arteriellen Puls. Mit den Rr. primarii bis tertiarii ziehen die größeren Lymphstämme. Sie vereinigen sich nach kurzem Verlauf zum Truncus intestinalis; sie liegen der Cisterna chyli schon nahe. Der Lymphabfluß aus dieser wird gefördert durch den Puls der Aorta (Tauber, 1953).

In Darmnähe findet man die Lymphgefäße zum größten Teil innerhalb der Tunica adventitia communis und damit im Einfluß-

bereich des arteriellen Pulses. Das erscheint als sinnvolle Einbauweise; bis zur Cisterna chyli hat die Lymphflüssigkeit noch einen erheblichen Widerstand zu überwinden, den die Pumpwirkung der Zotten allein nicht bewältigen kann. In den Lymphgefäßen findet man zahlreiche Klappen.

Die Pulsübertragung auf Venen- und Lymphsystem bedeutet Ausnutzung der im arteriellen Puls auf die Peripherie übertragenen Herzarbeit. Durch diese sinnvolle Konstruktion nützt die Natur auch noch scheinbar verlorene Energie aus, und zwar im Falle der arterio-venösen Koppelung wieder für den Bluttransport. Man muß die arterio-venöse Koppelung daher auffassen als Nutzbarmachung der Kreislauarbeit des Herzens. Bei Berechnungen der Kreislauarbeit hat man daher die Energie, die durch die arterio-venöse Koppelung geliefert wird, als einen Teil der vom Herzen geleisteten Kreislaufenergie zu berücksichtigen.

Die enge bindegewebige Verbindung zwischen den Gefäßen der Pars intramuralis der Vasa propria intestini und der Ring- und -längsmuskulatur des Darmes lassen vermuten, daß es bei den peristaltischen Kontraktionen der Dünndarmmuskulatur zur Lüftung der dünnwandigen Venen kommt. Experimentell gesichert sind diese Zusammenhänge für die Pars intramuralis der Vasa propria noch nicht. Die morphologischen Befunde rechtfertigen aber diese Theorie. Schulze bewies durch Versuche die Lüftung der Venen der unteren Extremität durch die Oberflächenfaszie. Durch die Lüftung der Vv. propriae wird das Blut angesaugt, der venöse Rückstrom gefördert. Nach der Nahrungsaufnahme ist die Peristaltik gesteigert. Gleichzeitig ist aber auch das venöse Blutangebot im Splanchnikusgebiet vermehrt. Die regere Darmmotilität erhöht den venösen Rückstrom im Pfortadergebiet zu einem Zeitpunkt, da die Pfortader ein größeres Blutvolumen zu befördern hat.

Ähnliche funktionelle Möglichkeiten sind dort gegeben, wo die V. mesenterica cranialis die Pars horizontalis caudalis des Duodenums kreuzt. Das gilt auch für die V. mesenterica caudalis und die dorsale Duodenalwand. Im Sinne einer Lüftung der Mesenterialvenen durch die Darmperistaltik lassen sich die experimentellen Ergebnisse Malls und Usadels deuten, die bei Anregung der Peristaltik einen Druckanstieg in den Mesenterialvenen bzw. der Pfortader konstatierten.

Beim Erwachsenen konnten wir keine Venenklappen in der V. mesenterica cranialis und ihren Ästen finden. Die Spangen im

Venenlumen deuteten wir mit v. Kugelgen als rudimentäre Venenklappen. Vereinzelt mögen Venenklappen auch beim Erwachsenen vorkommen; ihre funktionelle Bedeutung kann nur gering sein. Beim Neugeborenen und Föten enthalten die Mesenterialvenen zahlreiche Klappen.

Volkman, Tigerstedt, Ledderhose, Staubesand und Rulffs halten die Venenklappen für funktionell völlig bedeutungslos und sprechen ihnen jede Wirksamkeit für die Regulierung des Blutstromes¹ ab.

Für die Regelung der Blutstromrichtung in den Venen fehlen im Mesenterium funktionsfähige Klappen. Möglicherweise darf man die zahlreichen Überkreuzungen zwischen Arterie und Vene auffassen als „funktionelle Klappen“. Das Hagen-Poiseuillesche Gesetz besagt:

$$R = \frac{\eta \cdot l}{r^4 \cdot x};$$

R = Strömungswiderstand; η = Viskosität der Flüssigkeit;

l = Länge des durchströmten Rohres; r = Rohrradius;

x = konstanter Faktor.

Der Strömungswiderstand ist umgekehrt proportional der 4. Potenz des Gefäßradius. Verringert sich der Venenhalbmesser auch nur um kleine Beträge, so wird der Widerstand an dieser Stelle relativ stark ansteigen. Der Rückfluß des venösen Blutes peripherwärts wird dadurch verhindert oder wenigstens erschwert. In diesem Sinne betrachten wir die Gefäßüberkreuzungen als funktionelle Klappen.

¹ R. Wagner (persönliche Mitteilung) hält Klappen für die arteriovenöse Koppelung in dem betreffenden Gefäßgebiet selbst für entbehrlich, da in weiter herzwärts gelegenen, größeren Venen auf jeden Fall Klappen vorhanden seien. Die V. cava caudalis und alle Lebervenen sind allerdings klappenlos.

Übrigens ist noch nicht bekannt, welcher Druck erforderlich ist, um Venenklappen zum Schließen zu bringen (Wetterer; persönliche Mitteilung). Vielleicht käme man in dieser Frage weiter, wenn man den zum Klappenschluß erforderlichen Druck experimentell ermitteln würde und mit den tatsächlich im Venensystem auftretenden Drucken vergliche. Dadurch könnte man beurteilen, ob die Größe der Druckdifferenz zwischen zentral und peripher gelegenen Venenabschnitten wirklich zum Klappenschluß ausreicht.

Beim Föten und Neugeborenen kommen noch Venenklappen im Bereich der Mesenterialvenen vor. Beim Föten ist die Lunge noch nicht beatmet, der unteratmosphärische Druck im Thorax fehlt. Auch Darm- und Körperbewegungen sind beim Föten wesentlich schwächer. Die arterio-venöse Koppelung spielt in diesem Lebensabschnitt eine viel größere Rolle, daher besitzen die Mesenterialvenen beim Föten funktionstüchtige Klappen, die ein Zurückfließen des geförderten venösen Blutes sicher verhindern können.

Über die Strömungsverhältnisse in den Mesenterialvenen, insbesondere an den Kreuzungsstellen mit den Arterien, soll demnächst an anderer Stelle berichtet werden.

VII. Zusammenfassung

Der funktionelle Einbau der *Vasa mesenterica cranialia* wurde untersucht an makroskopischen, mikroskopischen, Lupen- und Injektionspräparaten. Ozanam, Hasebrock, Schade und Hepp, v. Lanz, Kressner und Schwendemann hatten das Prinzip der arterio-venösen Koppelung bei den Gefäßen der unteren Extremität gefunden. Im Bereich des Mesenteriums sind folgende Arterien- und Venenäste aneinander gekoppelt:

1. Die A. und V. mesenterica cranialis.
2. Parallele Stämme der Äste I. bis III. Ordnung.
3. Arterien- und Venenäste an zahlreichen Überkreuzungen.
4. Die *Vasa propria intestini*.

Die Überkreuzungen sind bedingt: a) Durch die Lage der Mesenterialarterie und der Mesenterialvene. b) Durch die Versetzung der arteriellen und venösen Arkaden gegeneinander.

Ein wesentlicher Baubestandteil der Gefäßscheiden ist Fett. Kollagene und elastische Fasern haben große funktionelle Bedeutung; die kollagenen Fasern bilden Scherengitter und sind gewellt. Zahlreiche vegetative Nervenfasern, die alle innerhalb der *Tunica adventitia communis externa* liegen, verbinden Arterien- und Venenäste. Auch die vegetativen Nervenfasern sind gewellt. Die einzelnen Schichten der Gefäßscheiden wurden unter der Lupe analysiert.

Die *Tunica adventitia* der V. mesenterica cranialis ist durch Bindegewebsfasern mit der ventralen Wand, diejenige der V. mesenterica caudalis mit der dorsalen Muskelschicht des Duodenums ver-

bunden. Bei der Darmperistaltik wird die Vene gelüftet. Auch die Pars intramuralis der Vv. propriae intestini ist beeinflussbar durch die Tunica muscularis jejuni et ilei.

Die Lymphgefäße liegen im Bereich der Vasa propria innerhalb, im Bereich der Äste I. bis III. Ordnung und der Vasa mesenterica cranialia selbst außerhalb der Tunica adventitia communis externa. Der arterielle Puls wird auf die Lymphgefäße daher nur von den Aa. propriae übertragen. Weiter zentral liegen die Vasa lymphacea schon nahe der Cisterna chyli, die durch den Aortenpuls entleert wird.

Beim Erwachsenen wurden keine Klappen in den Mesenterialvenenästen gefunden, auch nicht an Serienschnitten der Vasa propria. Spangen in den Mesenterialvenen findet man ziemlich häufig. Sie stellen rudimentäre Venenklappen dar (v. Kügelgen). Beim 1 Monat alten Neugeborenen kommen zahlreiche zweisegelige Klappen in großen und kleinen Mesenterialvenenästen vor. Sie sind voll funktionsfähig.

Die Gefäßüberkreuzungen sind nicht nur wichtig für die Pulsübertragung. Sie werden auch als „funktionelle Klappen“ gedeutet. Durch die vorübergehende Kompression des Venenlumens an den Überschneidungen mit den Arterien wird verhindert, daß das geförderte Blut kapillarwärts zurückfließen kann.

VIII. Schrifttum

- Attardi, G.: Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim. **31**, (1955) 518.
 Becker, V.: Schweiz. med. Wschr. **85** (1955) 801.
 Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen, München-Berlin 1952.
 Bier, A.: Hyperämie als Heilmittel. Leipzig 1906.
 Braus, H.-Elze, C.: Anatomie des Menschen, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956.
 Brendle, E.: Acta anat. **10** (1950) 108.
 Bryant, W. S.: Boston Med. and Surg. J. 1888.
 Carlson: zitiert nach Bethe im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie; Bd. VII/2; Berlin 1930.
 Crisp, E.: Brit. med. J. **426**; 1864.
 Dawson, A. B.: Stain Technol. **123**, 1926.
 Dentici, L.: Atti Soc. Ital. Zool. Ital. Anat. **47** (1937) 99.
 Dziallas, P.: Z. Anat. **114**, (1949/50) 309.
 Fleisch, A.: Im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie; Bd. VII/2; Berlin 1927.
 Freerksen, E.: Z. Anat. **112** (1943) 304.

- Gegenbauer, C.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig 1890.
- Geissendörfer, R.: Dtsch. med. Wschr. **77** (1952) 483.
- Gilfillau, R. S.: Arch. Surg. **61** (1950) 449.
- Goerttler, Kl.: Z. Anat. **116** (1951/53) 591.
- Gollwitzer-Meier, K.: Erg. Physiol. **34** (1932) 1145.
- Hasebrock, K.: Pflügers Arch. **163** (1916) 191.
- Henle, J.: Handbuch der Gefäßlehre des Menschen, Braunschweig 1855.
- Hochstetter, F.: Arch. f. Anat. u. Physiol. **1887**, 137.
- Hoffbauer: Gastro-Enterol. **16** (1950) 194.
- Hürthle, K.: Im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie; Bd. VII/2; Berlin.
- Hyrtl, I.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen; Wien 1863.
- Kádár, F.: Anat. Anz. **103** (1956) 112.
- Kautzky, K.: Pflügers Arch. Physiol. **171** (1918) 386.
- Kiss, F.: Acta Anat. **30** (1957) 358.
- Koepppe, W.: Arch. f. Anat. u. Physiol. **1890**, Suppl. Bd. 171.
- Kügelgen, A. v., und Zuleger, S.: Z. Zellforsch. **47** (1958) 320.
- Kügelgen, A. v., und H. Greinemann: Z. Zellforsch. **47** (1958) 648.
- Lanz, T. v.: Verh. Anat. Ges.; Anat. Anz. **83**, Erg. H. 51 (1936/37).
- Lanz, T. v., und R. Schwendemann: Verh. Anat. Ges. Anat. Anz. **83**, Erg. Heft 44 (1936).
- Lanz, T. v., A. Kressner und R. Schwendemann: Z. Anat. **108** (1938) 695.
- Lanz, T. v., und W. Wachsmuth: Praktische Anatomie Bd. 1/4; Berlin 1938.
- Ledderhose, G.: Studien Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **15** (1906) 355.
- Luchsinger, B.: Pflügers Arch. Physiol. **26** (1881) 445.
- Magnus, G.: Dtsch. Ztschr. f. Chir. **162** (1921) 71.
- Mall, I. P.: Arch. f. Physiol. **1892**, 408.
- Mollier, S.: Verh. Anat. Ges. 1932, Anat. Anz. **75**, Erg. H. 3 (1932).
- Natus, M.: Virchows Arch. f. path. Anat. u. Physiol. **199** (1910) 1.
- Nauck, E. Th.: Verh. d. Anat. Ges.; Anat. Anz. **72**, Erg. H. 260 (1931).
- Ozanam, C.: C. R. Acad. Sci. Paris **2** (1881) 93.
- La circulation et le poulx; Paris, 1886.
- Pernkopf, E.: Topographische Anatomie des Menschen; Berlin und Wien 1943.
- Pirner, F.: Anat. Anz. **103** (1956) 450.
- Rauber-Kopsch: Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen Leipzig 1939.
- Rolshofen, E.: Verhandlungen d. Anat. Ges. 1957; z. Z. im Druck.
- Romeis, B.: Mikroskopische Technik, München 1948.
- Sander, E.: Diss. d. med. Fak. München 1959.
- Sappey, P. C.: Traité d'Anatomie descriptive; Paris 1880.
- Schade, H., und O. Hepp: Z. Kreislaufforschg. **28** (1936) 133.
- Schmid, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **125** (1908) 527.
- Schwendemann, R.: Inaug. Dissertation, München 1938.
- Schulze, W.: Dtsch. Z. Chir. **239** (1933) 34.
- Servello, M., und R. Rossi: Chirurgia **8** (1953) 112.

- Sieglbauer, F.: Lehrbuch der normalen Anatomie des Menschen, Wien 1947.
- Spanner, R.: Morph. Jb. **69** (1932) 394.
- Anat. Anz. **85** (1938) 299.
- Zbl. Inn. Med. **61** (1940) 633.
- Spalteholz-Spanner: Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen; Amsterdam—Zürich—Stuttgart; 1954.
- Staubesand, J., und W. Rulffs: Z. Anat. **12 0**(1958) 392.
- Tauber, K.: Habilitationsschrift, München, 1953.
- Tandler, J.: Lehrbuch der systematischen Anatomie; Leipzig 1926.
- Tedeschi, C.: Anat. Rec. **79** (1941) 243.
- Testut, L.: Traité d'Anatomie humaine, Paris 1921.
- Tigerstedt: Physiol. d. Kreisl. **3** (1922) 302.
- Uden, C. F.: Lübeck: Chr. G. Donatius 1785 (anonym), zitiert nach Staubesand und Rulffs.
- Ueoka, W.: Nagoya J. med. Sci. **8** (1934) 46.
- Usadel, W.: Arch. klin. Chir. **142** (1926) 433.
- Volkman, A. W.: Die Hämodynamik; Leipzig 1850.
- Wallraff, J.: Morph. Jb. **80** (1937) 355.
- Wilkie, D. P. O.: Brit. med. J. **2** (1911) 602.
- Wolff-Heidegger, G.: Schweiz. med. Wschr. 525, 1941.

Dr. med. Walter Doerfler,
München 15, Pettenkoferstr. 11
Anat. Institut.

Wirbelbildung in den Mesenterialvenen

Von

W. Doerfler

Mit 10 Abbildungen und 6 Tabellen

(Eingegangen am 17. Mai 1959)

I. Einleitung

Morphologische Untersuchungen haben ergeben, daß sich die Äste der A. und V. mesenterica cranialis an zahlreichen Stellen überkreuzen. Die Kreuzungswinkel verhalten sich nicht gesetzmäßig in den verschiedenen Gefäßabschnitten. Die Größe der Berührungsfläche zwischen Arterien- und Venenästen beträgt nach eigenen Untersuchungen:

$$F = \frac{d_1 \cdot d_2}{\sin \alpha} \quad (1)$$

Je größer diese Fläche wird, um so intensiver kann an der betreffenden Stelle der arterielle Puls auf die Vene übertragen werden. Es kann hier nicht entschieden werden, ob es durch den arteriellen Volumpuls oder durch den sog. Schleudermechanismus des Arterienrohres (Burton-Effekt) zur Druckübertragung auf die Vene kommt.

Hypothetische Überlegungen führten uns zu folgenden Fragestellungen:

1. Welche Bedeutung haben die Überkreuzungen zwischen Arterien- und Venenästen als funktionelle Venenklappen?
2. Können in dem rhythmisch verengten Venenrohr Wirbel auftreten?

An den Kreuzungsstellen zwischen den Arterien- und Venenästen komprimiert der arterielle Puls das Venenlumen. Dadurch wird nach dem Hagen-Poiseuilleschen Gesetz der Strömungswider-

stand im Venenrohr erhöht; nicht nur in Richtung der Venenblutströmung, sondern auch in entgegengesetzter Richtung. So kann verhindert werden, daß das venöse Blut in Richtung Kapillargebiet zurückfließt („Funktionelle Venenklappen“).

Die Einengung der Venenlichtung führt unter bestimmten Bedingungen zur Ablösung der Strömung, d. h., strömende Flüssigkeiten können in verengten Röhren einen so starken Energieverlust erfahren, daß Wirbel auftreten. Die ausschlaggebenden Faktoren sind Verengungsgrad, Strömungsgeschwindigkeit und Viskosität der Flüssigkeit. Die Teilchen der strömenden Flüssigkeit, die in die Wirbelbildung einbezogen werden, erhalten eine Beschleunigung senkrecht zur Ausbreitungsrichtung der Strömung.

Vom teleologischen Standpunkt kann man gegen diese Deduktionen einwenden, daß die arterio-venöse Koppelung eine Ausnutzung der Herzenergie, die durch den arteriellen Puls auf die Peripherie übertragen wird, zur Blutförderung in den Venen bedeute. Diese Energieübertragung soll nun mit einer Wirbelbildung in der Vene verbunden sein, wodurch ein erheblicher Energieverlust zustande kommt. In der Natur geht aber jede Art der Energieübertragung mit Energieverlusten einher. So wird es erklärlich, daß ein Teil der Pulsenergie auch bei der arterio-venösen Koppelung verlorengehen darf. Möglicherweise sind die in der Vene auftretenden Wirbel die Ursache für die Ausbildung der Innenwandduplikaturen in den Venen. Diese Vermutungen müssen jedoch hypothetisch bleiben, solange man nicht genaueres über Entstehung und Wirkungsweise von Venenklappen erforscht hat. Mit fortschreitendem Lebensalter haben die Venenklappen die Tendenz zur Rückbildung.

1953 untersuchte v. Kügelgen die Strömungsverhältnisse im Bulbus cranialis venae jugularis internae an einem Modell, das nach einem Ausguß der Hirnsinus und des Bulbus cranialis der V. jugularis interna angefertigt worden war. Am Bulbus tritt eine sogenannte Potentialströmung auf. Der Bulbus ist der „Strudelkopf“ der Vene, in den der Sinus sigmoideus als „Einspritzdrüse“ mündet.

Hier interessieren ganz andere hämodynamische Probleme. Die strömungstechnischen Grundlagen für deren Klärung versuchte ich wie Kügelgen an Modellversuchen zu erarbeiten. Jedes Modell wird nur wenigen Faktoren des dargestellten Naturvorganges gerecht. Dieser ist zu verwickelt, als daß man alle wirksamen Faktoren gleichzeitig untersuchen könnte. Modellversuche stellen Vereinfachungen dar und vermögen nur über die berücksichtigten Faktoren Aufschluß zu geben.

II. Hydrodynamische Grundlagen

1. Begriff des Diffusors

Bevor auf die Modellversuche eingegangen wird, sollen einige grundsätzliche wichtige physikalische Tatsachen aus der Strömungslehre erörtert werden. Meine Ausführungen stützen sich auf die Darstellungen von Eck, Prandtl und Tollmien.

Ein Rohrsystem, dessen Querschnitt sich konisch erweitert, bezeichnet man als „Diffusor“. Dieser Begriff stammt aus der technischen Hydrodynamik. Man kann vergleichsweise das durch den arteriellen Puls rhythmisch verengte Venenrohr als einen zeitweiligen Diffusor betrachten. In der Vene herrschen an den Überkreuzungsstellen mit den Arterienästen (dort nämlich, wo sich die Vene wieder erweitert) physikalisch ähnliche Verhältnisse wie in einem Diffusor. Das gilt mit einer Einschränkung: Die Venenwand ist elastisch, damit verformbar, während die Wand eines technischen Diffusors starr ist.

2. Laminare und turbulente Strömung

Eine Strömung nennt man laminar, wenn sich die Flüssigkeitsteilchen nur in Richtung der Strömung fortbewegen, turbulent dagegen, wenn sie auch senkrecht zu dieser eine Beschleunigung erfahren haben. Die laminare Strömung zeichnet sich aus durch eine gesetzmäßige Geschwindigkeitsverteilung. Sie ist im Zentrum des durchströmten Rohres am größten und nimmt zur Wand hin in Parabelform ab (Abb. 1). Meist wird behauptet, daß die Strömung

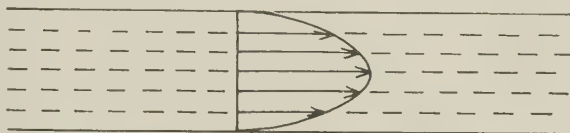


Abb. 1. Geschwindigkeitsverteilung bei der laminaren Strömung. Nach Schneider-Rein, Physiologie des Menschen, 1957.

im Blutgefäßsystem im allgemeinen rein laminar sei. Über den turbulenten oder laminaren Charakter der Strömung entscheidet die Reynolds-Zahl. Sie stellt das Verhältnis dar:

$$RE = \frac{\text{Beschleunigungsarbeit}}{\text{Reibungsarbeit}}; \quad (2)$$

$$RE = \frac{l \cdot u \cdot \rho}{\eta}. \quad (3)$$

l gibt an die Länge des durchströmten Rohres, in diesem Fall die Länge der verengten Venenstrecke; ρ das spezifische Gewicht der Flüssigkeit; u die Strömungsgeschwindigkeit; η die Viskosität der Flüssigkeit. Übersteigt die Reynolds-Zahl den kritischen Wert 1160, so geht die laminare in turbulente Strömung über. Diese Zahl gilt für glatte Röhren und wurde experimentell ermittelt (Eck, Pohl).

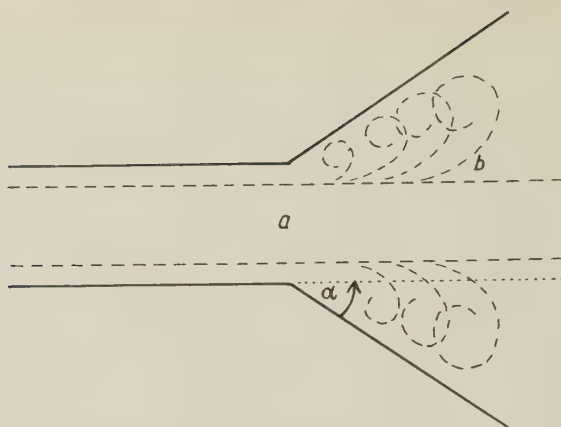


Abb. 2. Schema eines Diffusors mit Wirbelbildung. In der Zone a strömt die Flüssigkeit laminar, in der Zone b kommt es zur Ablösung der Strömung und damit zur Wirbelbildung. α ist der Öffnungswinkel des Diffusors.

3. Wirbelbildung der Diffusoren

Unter bestimmten Bedingungen treten in einem Diffusor Wirbel auf. In divergenten Kanälen kommt es zur Ablösung der Strömung. Zwischen Wand und laminar strömender Flüssigkeit „bildet sich ein von Wirbeln durchsetzter Raum, ein sogenanntes Totwassergebiet, das die Ursache der größten Verluste ist, die wir bei Strömungen kennen“ (Eck). Die Flüssigkeitsteilchen, die in das Gebiet b (Abb. 2) gelangen, haben stark an kinetischer Energie verloren und können nicht mehr vorwärts strömen. Sie werden rückläufig und sammeln sich zum Teil im toten Winkel. In Diffusoren mit sehr kleinem Winkel verhindert nach Eck die „Schleppwirkung der inneren Reibung der Flüssigkeit“, daß sich die Strömung von der Wand ablöst. Mathematisch formuliert Eck diese Schleppwirkung in der Gleichung:

$$\tau = \mu \cdot \frac{du}{dy}; \quad (4)$$

μ bedeutet die Viskosität der Flüssigkeit; du/dy ist der Differentialquotient der Geschwindigkeit u .

Unter welchen Bedingungen treten in einem Diffusor Wirbel auf? Entscheidend ist vor allem der Öffnungswinkel des Diffusors. Eck nennt als Grenzwert 8° bis 12° . Die Ablösung einer Strömung, d. h. die Wirbelbildung, kann durch Turbulenz hintangehalten werden. Die Flüssigkeitsteilchen nämlich, die auch quer zur Ausbreitungsrichtung „schwingen“, liefern den im toten Raum ruhenden neue Energie. Dadurch werden sie wieder in die Strömung einbezogen.

Die Größe des Öffnungswinkels und die Reynolds-Zahl bestimmen den Charakter der Strömung. Eck fand experimentell für den ebenen Diffusor in dem Wert

$$k = \alpha \cdot \sqrt[4]{RE} \quad (5)$$

ein Maß für die Beurteilung der Strömung in einem Diffusor. Übersteigt k einen gewissen Wert, den Eck nicht angibt, so tritt Ablösung der Strömung ein. Soll die Strömung im Diffusor wirbelfrei bleiben, so muß bei steigendem α die Reynolds-Zahl kleiner werden. Folgende Punkte sind für die Strömung im Diffusor außerdem von Bedeutung (Ullmanns Enzyklopädie):

a) Man kann beim Auströmen einer Flüssigkeit aus einem Diffusor drei Schichten unterscheiden: Eine Kernzone in der Mitte, eine Wirbelzone mit starker Wirbelbildung und eine Unterdruckzone in unmittelbarer Nähe der Wand (Riffart).

b) Das Geschwindigkeitsprofil wird mit zunehmendem Öffnungswinkel des Diffusors spitzer und ist symmetrisch zur Längsachse des Diffusors bis zu einem halben Öffnungswinkel von 4° ; darüber hinaus wird die Strömung unsymmetrisch (Nikuradse).

c) Die Druckumsetzung im Diffusor ist nach dem Austritt noch nicht beendet, sondern erst nach einer gewissen Auslaufstrecke, deren Länge abhängig ist vom Öffnungswinkel des Diffusors und von der Geschwindigkeit der Flüssigkeit bei Eintritt in das verengte Rohr (Peters).

d) In jedem Diffusor kommt es bei genügender Länge zu einer Ablösung der Strömung. Die Ablösung ist abhängig vom Öffnungswinkel, dem Querschnittsverhältnis und vor allem von der Reynolds-Zahl (Polzin).

Gleichung von Bernoulli:

Gesamtdruck = statischer Druck + Staudruck.

$$p_1 = p + \frac{1}{2} \cdot \rho \cdot u^2 \quad (6)$$

$p_1 = \text{const.}$ ρ ist das spezifische Gewicht der Flüssigkeit; u die Strömungsgeschwindigkeit.

4. Strömungsgeschwindigkeit in den Mesenterialvenen

Die Viskosität des Blutes beträgt zwischen 3,5 und 5,4. Diese Zahlen geben die relative Viskosität an. Für Wasser ist die absolute Zähigkeit bei 20° $\eta = 10^{-2}$ gr/cm · sec.

Die Blutstromgeschwindigkeit in den Mesenterialvenen wurde einer Tabelle von Mall aus Schneider-Rein entnommen:

Tabelle 1 nach Mall aus Schneider-Rein

Gefäßgebiet	Blutstromgeschwindigkeit
Arteria mesenterica....	16,8 cm/sec
Mittlerer Ast	5,8 cm/sec
Arteriolen	0,28 cm/sec
Kapillaren.....	0,05 cm/sec
Mittlere Venen	1,4 cm/sec
Vena mesenterica	4,2 cm/sec

III. Eigene Modellversuche

Die durch den Puls verengten Venen sollen dargestellt werden durch 12 cm lange Glasröhrchen, die in der Mitte verschieden tief eingengt sind. Es ist nicht bekannt, wie stark der arterielle Puls die gekreuzte Vene komprimieren kann. Für Modellversuche bleibt daher nur die Möglichkeit, eine möglichst große Anzahl verschiedener Verengungsgrade zu verwenden. Solche Röhrchen sind annähernd symmetrisch ausgezogen. Der verengte Abschnitt ist nicht bei allen Röhrchen gleich lang. Mit der Schublehre kann der Gesamtdurchmesser a des Röhrchens (Abb. 3), der Gesamtdurchmesser an der Verengung c und der Innendurchmesser b gemessen werden.

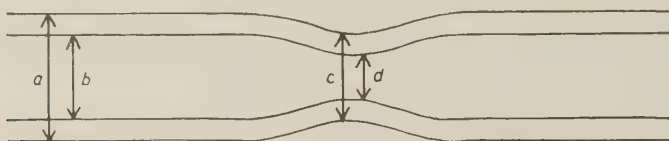


Abb. 3. Skizze zur Vermessung der in den Modellversuchen verwendeten Glasröhrchen. a Durchmesser des Röhrchens einschließlich der Wandstärke; b Innendurchmesser des Röhrchens; c Durchmesser des Röhrchens an der engsten Stelle; d Innendurchmesser des Röhrchens an der engsten Stelle.

Der Innendurchmesser an der Verengungsstelle d und der Öffnungswinkel des Diffusors wurden auf folgendem Wege ermittelt: Die Röhrchen wurden mit Tusche gefüllt und projiziert. Bei zehnfacher Vergrößerung konnten dann die entsprechenden Werte abgelesen werden. Die Tabellen 2 bis 5 geben an, welche Röhrchen für die Versuche verwendet wurden:

Versuchsreihe A: Innendurchmesser 9,1 mm

Versuchsreihe B: Innendurchmesser 8,5 mm

Versuchsreihe C: Innendurchmesser 5,0 mm

Versuchsreihe D: Innendurchmesser 3,1 mm

Diese Durchmesser entsprechen etwa den Größen der V. mesenterica cranialis (8 bis 9 mm = Versuchsreihe A); sowie den Durchmessern der Rr. primarii et secundarii (Versuchsreihe B bis D). Die Röhrchen waren symmetrisch eingengt; die Vene wird zwar in der Regel nur von einer Seite her komprimiert, aber prinzipiell werden die Ergebnisse dadurch nicht beeinflusst. Nach den Untersuchungen Nikuradses ist die Strömung in Diffusoren ohnehin nur bis zu einem Öffnungswinkel von 4° symmetrisch.

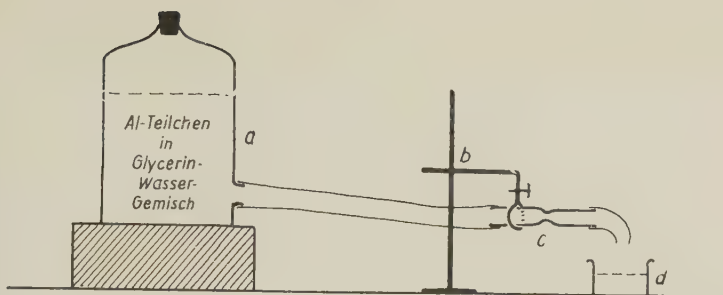


Abb. 4. Versuchsanordnung für die Modellversuche zur Blutströmung in den Mesenterialvenen. a Vorratsgefäß, in dem sich ein Gemisch gleicher Gewichtsteile Wasser und Glycerin befindet, in dem Aluminiumteilchen aufgeschwimmt sind. b verstellbares Stativ zur Regulierung der Strömungsgeschwindigkeit in dem Versuchsröhrchen c; d Meßzylinder zur Bestimmung des Ausflußvolumens

Die Abb. 4 zeigt schematisch die Versuchsanordnung. Die Flüssigkeit gelangt dem Druckgefälle folgend von einem Vorratsgefäß a zu dem Glasröhrchen c. Das Druckgefälle ist je nach der Stellung des Stativs b veränderlich. Das Gefälle von a nach c bestimmt die Strömungsgeschwindigkeit im Röhrchen c und damit die Größe des Ausflußvolumens. Die Strömungsgeschwindigkeit u in c selbst zu messen, würde eine komplizierte Vorrichtung erfordern. Einfacher kann man das Ausflußvolumen in d bestimmen nach der Formel:

$$V = u \cdot t \cdot r^2 \cdot \pi;$$

V bedeutet das Ausflußvolumen in der Zeit t ; u die Strömungsgeschwindigkeit und r den Radius des Röhrchens. Die Venenquerschnitte wurden als annähernd kreisförmig betrachtet. r kann durch Messung bestimmt werden; die in $t = 10$ sec geförderte Flüssigkeitsmenge kann mit dem Meßzylinder d erfaßt werden. Daraus kann man u berechnen:

$$u = \frac{V}{10 \cdot r^2 \cdot \pi}. \quad (7)$$

Die im Versuch gewählte Strömungsgeschwindigkeit entsprach etwa der in den Mesenterialvenen. Die Blutstromgeschwindigkeit wird von den venösen Rr. primarii zu den Rr. tertiarii immer kleiner, da der Gesamtquerschnitt des Venensystems in dieser Richtung zunimmt (Tabelle 1). Den verschiedenen Röhrchendurchmessern wurden im Versuch folgende Geschwindigkeiten zugeordnet:

Versuch A: Innendurchmesser: 9,1 mm; $u_1 = 5,0$ cm/sec

Versuch B: Innendurchmesser: 8,0 mm; $u_2 = 4,2$ cm/sec

Versuch C: Innendurchmesser: 5,0 mm; $u_3 = 3,0$ cm/sec

Versuch D: Innendurchmesser: 3,1 mm; $u_4 = 1,4$ cm/sec.

Tabelle 2
Versuchsreihe A
Röhrendurchmesser einschließlich Wandstärke: 11,7 mm
Innendurchmesser (unverengt): 9,1 mm
Strömungsgeschwindigkeit: 5,0 cm/sec
10 verschiedene Verengungsgrade

Verengungsgrad des Röhrens	Durchmesser an der engsten Stelle mit Wandstärke in mm	Innerer Röhrendurchmesser an der engsten Stelle in mm	Länge des verengten Röhrenabschnittes in mm	Winkel des „Diffusors“	Wirbelbildung bei der Geschwindigkeit u_1	Jeweilige Geschwindigkeit in cm/sec	Geschwindigkeit an der engsten Stelle des Röhrens in cm/sec	Grenzgeschwindigkeit der Wirbelbildung $U_{lim} +$ in cm/sec	Grenzgeschwindigkeit der turbulenten Strömung $U_{lim} \pm$ in cm/sec	$k_{\pm} z \cdot \frac{1}{Re}$
0	11,7	9,1	/	/	—	5,0	/	/	/	/
1+	10,9	9,0	1,1	$\alpha = 2^\circ$	—	4,3	4,4	nicht zu erreichen	nicht zu erreichen	6,6
2	10,8	7,9	3,0	$\alpha = 3^\circ$	—	4,2	5,5	nicht zu erreichen	nicht zu erreichen	13,4
3+	10,1	8,8	1,2	$\alpha = 7^\circ$	—	3,8	4,1	16,6	nicht zu erreichen	23,1
4+	9,9	8,1	1,1	$\alpha = 9^\circ$	—	3,8	4,9	14,4	22,1	32,7
5+	9,6	7,7	1,2	$\alpha = 11^\circ$	—	3,7	5,2	10,1	19,4	38,4
6+	9,1	7,1	1,1	$\alpha = 14^\circ$	—	3,4	5,6	6,9	15,7	48,9
7	9,0	6,6	2,4	$\alpha = 9^\circ$	—	3,5	6,7	9,5	20,0	42,0
8	6,9	4,8	2,0	$\alpha = 17^\circ$	++	3,5	12,7	2,5	10,1	84,5
9	5,8	3,0	1,9	$\alpha = 21^\circ$	++	3,4	31,2	1,4	9,2	129,0
10	4,0	2,2	2,5	$\alpha = 23^\circ$	++	1,9	31,6	Wirbelfreie Strömung unmöglich	3,7	152,0

Tabelle 3

Versuchsreihe B

Röhrendurchmesser einschließlich Wandstärke: 9,8 mm Innendurchmesser (unverengt): 8,0 mm
 Strömungsgeschwindigkeit: 4,2 cm/sec 9 verschiedene Verengungsgrade

Verengungs- grad des Röhrchens	Durch- messer an der engsten Stelle mit Wand- stärke in mm	Innerer Röhrchen- durchmesser an der engsten Stelle in mm	Länge des verengten Röhrchen- abschnittes in cm	Winkel des „Diffusors“	Wirbel- bildung bei der Geschwin- digkeit u_2	Jeweilige (geschwin- digkeit in cm/sec	Geschwin- digkeit an der engsten Stelle des Röhrchens in cm/sec	Grenz- geschwindig- keit der Wirbelbildung $U_{lim} +$ in cm/sec	Grenz- geschwindig- keit der turbulenten Strömung U_{lim} \pm in cm/sec	$k = \frac{4}{\alpha} \cdot \overline{RE}$
0	9,8	8,0 unverengt	/	/	-	4,2	/	/	/	/
1+	9,1	7,8	1,1	$\alpha = 5^\circ$		3,9	6,1	$> 17,0$	$> 17,0$	17,8
2+	9,0	7,5	0,9	$\alpha = 9^\circ$		3,7	6,3	6,4	11,9	30,4
3+	8,9	7,2	1,1	$\alpha = 10^\circ$		3,7	6,9	6,4	12,7	36,7
4	8,1	6,0	2,1	$\alpha = 7^\circ$		3,7	9,9	6,1	11,9	32,9
5+	8,0	6,8	1,1	$\alpha = 11^\circ$		3,7	7,7	6,1	11,7	41,5
6+	7,2	3,3	1,2	$\alpha = 31^\circ$	+	3,3	29,3	0,36	7,2	170,0
7+	7,1	4,0	1,2	$\alpha = 21^\circ$	++	3,4	20,7	1,01	6,9	105,0
8	7,0	5,2	2,2	$\alpha = 11^\circ$	+	3,4	12,3	1,3	7,7	55,5
9	4,9	3,0	2,0	$\alpha = 9^\circ$	+++	2,5	26,9		5,2	116,5

Tabelle 4
Versuchsreihe C

Röhrchendurchmesser einschließlich Wandstärke 6,7 mm Innendurchmesser (unverengt): 5,0 mm
Strömungsgeschwindigkeit: 3,0 mm/sec 8 verschiedene Verengungsgrade

Verengungsgrad des Röhrchens	Durchmesser an der engsten Stelle mit Wandstärke in mm	Innere Röhrchendurchmesser an der engsten Stelle in mm	Länge des verengten Röhrchenabschnittes in cm	Winkel des „Diffusors“	Wirbelbildung bei der Geschwindigkeit u_3	Jeweilige Geschwindigkeit in cm/sec	Geschwindigkeit an der engsten Stelle des Röhrchens in cm/sec	Grenzgeschwindigkeit der Wirbelbildung $U_{lim} +$ in cm/sec	Grenzgeschwindigkeit der turbulenten Strömung $U_{lim} <$ in cm/sec	$k = \alpha \cdot \sqrt{RE}$
0	6,7	5,0 unverengt	/	/	—	3,0	/	/	/	/
1+	6,1	4,9	0,6	$\alpha = 3^\circ$.	2,8	5,3	Wirbelbildung und Turbulenz nicht zu erreichen		8,9
2+	6,0	4,7	0,6	$\alpha = 7^\circ$	—	2,8	5,8	Wirbelbildung und Turbulenz nicht zu erreichen		21,1
3	5,9	4,2	1,7	$\alpha = 5^\circ$	—	2,8	7,2	Wirbelbildung und Turbulenz nicht zu erreichen		24,2
4+	5,3	2,9	1,0	$\alpha = 18^\circ$		2,8	15,3	4,5	15,6	78,6
5+	5,0	0,6	1,0	$\alpha = 31^\circ$	++	2,0	248,0	0,7	3,4	271,0
6+	4,3	0,5	1,0	$\alpha = 32^\circ$	++	1,7	306,0	0,7	3,1	296,0
7	4,1	1,35	2,1	$\alpha = 11^\circ$	+ —	2,0	46,0	1,4	4,8	42,8?
8	3,0	0,5	2,1	$\alpha = 19^\circ$	+ —	0,4	76,5	0,7	2,0	153,0

Tabelle 5

Versuchsreihe D

Röhrchendurchmesser einschließlich Wandstärke 4,8 mm
 Innendurchmesser (unverengt): 3,1 mm
 1,4 cm/sec 6 verschiedene Verengungsgrade
 Strömungsgeschwindigkeit:

Verengungsgrad des Röhrchens	Durchmesser an der engsten Stelle mit Wandstärke in mm	Innere Röhrchendurchmesser an der engsten Stelle in mm	Länge des verengten Röhrchenabschnittes in cm	Winkel des „Diffusors“	Winkelbildung bei der Geschwindigkeit u_4	Jeweilige Geschwindigkeit in cm/sec	Geschwindigkeit an der engsten Stelle des Röhrchens in cm/sec	Grenzgeschwindigkeit der Wirbelbildung $U_{lim} +$ in cm/sec	Grenzgeschwindigkeit der turbulenten Strömung $U_{lim} \lesseqgtr$ in cm/sec	$k = z \cdot RE ^4$
0	4,8	3,1 unverengt	/	/	—	1,4	/	/	/	/
1 ⁺	4,3	2,9	0,4	$\alpha = 4^\circ$	—	1,32	1,52	Wirbelbildung und Turbulenz nicht zu erreichen	Wirbelbildung und Turbulenz nicht zu erreichen	7,8
2 ⁺	3,8	1,8	0,5	$\alpha = 16^\circ$	—	1,46	4,34	15,9	21,2	36,1
3	3,3	0,9	2,0	$\alpha = 5^\circ$	—	1,19	14,2	Wirbelbildung und Turbulenz nicht zu erreichen	Wirbelbildung und Turbulenz nicht zu erreichen	25,5
4 ⁺	2,8	1,1	0,8	$\alpha = 18^\circ$	—	0,93	7,4	1,99	7,82	62,1
5 ⁺	2,1	0,4	0,9	$\alpha = 19^\circ$	—	0,53	31,9	1,06	3,05	97,4
6	1,5	0,35	/	$\alpha = 11^\circ$	—	0,66	52,0	2,78	4,38	/

Setzt man in die Gleichung (7) den Radius des Röhrchens an seiner engsten Stelle ein, so erhält man die Geschwindigkeit u_{\max} an der Verengungsstelle des Röhrchens und damit einen Wert, der für die Berechnung der Reynolds-Zahl notwendig ist. In den Tabellen 2 bis 5 sind diese Werte für alle untersuchten Fälle im einzelnen aufgeführt.

Als Versuchsflüssigkeit verwendete ich ein Glycerin-Wasser-Gemisch, in dem feinste Aluminiumteilchen suspendiert waren. Die relative Viskosität des Vollblutes beträgt nach Messungen zahlreicher Autoren 3,5 bis 5,4. Blutkonserven oder künstliches Plasma sind für Versuchszwecke zu teuer. Eine Viskosität, die der des Blutes entspricht, erzielt man am einfachsten durch Herstellen eines Gemisches von Glycerin und Wasser.

Tabelle 6 Viskositäten wäßriger Glycerinlösungen nach M. L. Shelly aus Ullmanns Encyklopädie der technischen Chemie, Bd. 8; S. 195

Gewichts-% Glycerin	20°C	25°C	30°C
10	1,311	1,153	1,024
20	1,769	1,542	1,360
30	2,501	2,157	1,876
40	3,750	3,181	2,731
50	6,050	5,041	4,247
60	10,96	8,823	7,312
70	22,94	17,96	14,32
80	62,00	45,86	34,92
90	234,60	163,6	115,3
100	1499	945	624

Tabelle 6 ergibt für ein Mischungsverhältnis von 50 Gewichtsteilen Glycerin und 50 Gewichtsprozent Wasser bei 25°C mit dem Wert 5,041 gerade die Zähigkeit des Blutes (Mittelwert). Die Einstellung der Viskosität auf einen bestimmten Wert ist nur mit Hilfe des Viskosimeters möglich. Ein 50 %iges Glycerin-Wasser-Gemisch besitzt eine so hohe Oberflächenspannung, daß sich feinste Aluminiumteilchen nicht suspendieren lassen. Mit Rei (Rei-Werk Koblenz) kann man die Oberflächenspannung herabsetzen. Die Aluminiumteilchen verteilen sich dann ohne Schwierigkeit in der Mischung. Die Viskosität der Flüssigkeit ändert sich dabei nicht. Die Größe der Aluminiumteilchen kann man unter dem Zeiss-Stemi ermitteln: Der Durchmesser der meisten Teilchen lag zwi-

sehen 5 und 25 μ . Nur einige wenige wiesen Durchmesser bis zu 250 μ auf.

Das Glasröhrchen c wurde mit einer Lampe schräg beleuchtet und die strömende Aluminiumaufschwemmung auf Wirbelbildung beobachtet. In entsprechend stark verengten Röhrchen bilden sich Wirbel; bei erheblicher Verengung wird die Wirbelbildung so intensiv, daß die Flüssigkeit rückwärts zu strömen scheint, bei noch stärkerer Einengung wird die Strömung turbulent. Die Versuchsergebnisse sind in den Tabellen 2 bis 5 mitgeteilt. Die mit ¹ bezeichneten Röhrchen (1. Spalte der Tabellen) sind nur über eine kurze Strecke verengt. Sie besitzen zwar relativ große Diffusorwinkel, die Länge der Einengung mißt jedoch höchstens 0,5 cm bis 1,0 cm bei den Röhrchen der Versuche C und D; 1,0 bis 1,2 cm bei den Röhrchen der Versuche A und B. Dadurch ist auch der Innendurchmesser der engsten Stellen relativ groß zum Diffusorwinkel.

In der Spalte 7 der Tabellen ist die „jeweilige Geschwindigkeit“ für die einzelnen Röhrchen angegeben: Das Stativ b (Abb. 4) wurde so eingestellt, daß im unverengten Röhrchen in c die Strömungsgeschwindigkeit entstand, die für den jeweiligen Versuch vorgesehen war. Die gleiche Stellung des Stativs wurde auch bei den verengten Röhrchen beibehalten; das Druckgefälle von a nach c blieb also konstant. In den verengten Röhrchen war die Strömungsgeschwindigkeit natürlich geringer.

Zeichenerklärung für die Tabellen 2 bis 5:

— Wirbelfreie Strömung; + Wirbelbildung; +++ sehr starke Wirbelbildung; scheinbare Umkehr der Stromrichtung, die Wirbelbewegung nimmt einen großen Teil des Röhrchenlumens ein; ζ turbulente Strömung.

Wichtige Ergebnisse zeigen die 9. und die 10. Spalte. Für jedes Röhrchen wurde die Stellung des Stativs b so lange verändert, bis Wirbelbildung (Spalte 9) oder Turbulenz eintrat (Spalte 10): R_{lim} , bzw. U_{lim} .

In besonderen Versuchsreihen mit charakteristischen Verengungsgraden wurde die Wirbelbildung bei schräg seitlicher Beleuchtung (500-Watt-Lampe) zum Teil in Zeitlupe gefilmt (Perutz 16 mm Schmalspurfilm; Arriflex, Objektiv 1:2; $f = 85$ mm). Die Abb. 5 bis 8 sind Kopien aus Filmabschnitten.

Eine weitere physikalische Tatsache war bei den Modellversuchen zu berücksichtigen. Der arterielle Puls führt nicht nur zu einer Einengung des Venenlumens, sondern erteilt den strömenden Teilchen

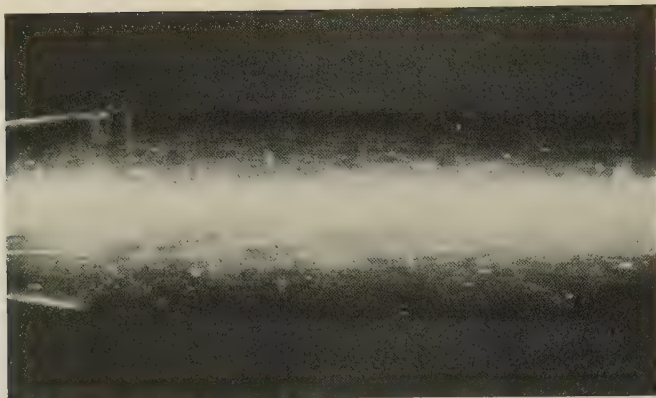


Abb. 5. Ausschnitt aus dem Film über Strömungsversuche. Glasröhrchen Nr. 7 der Versuchsreihe A. Diffusorwinkel $\alpha = 9^\circ$; Strömungsgeschwindigkeit $u = 3,5$ cm/sec; Durchmesser an der engsten Stelle 6,6 mm; $k = 42,0$. Keine Wirbelbildung. Laminare Strömung; der Randstrom (punktförmig abgebildete Al-teilchen) ist träger als der Achsenstrom (strichförmige Abbildung).



Abb. 6. Ausschnitt aus dem Film über Strömungsversuche. Glasröhrchen Nr. 8 der Versuchsreihe A. Diffusorwinkel $\alpha = 17^\circ$; Strömungsgeschwindigkeit $u = 3,5$ cm/sec; Durchmesser an der engsten Stelle 4,8 mm; $k = 84,5$. Starke Wirbelbildung. In dem Photo werden die Wirbel selbst nicht sichtbar. Die in die Wirbelbewegung einbezogenen, träge kreisenden Aluminiumteilchen sind punktförmig wiedergegeben, während sich die in der Achse strömenden Teilchen wegen ihrer hohen Geschwindigkeit strichförmig darstellen.

einen Impuls senkrecht zur Ausbreitungsrichtung der Strömung. Dieser Impuls verursacht die „Ablösung“ der getroffenen Flüssigkeitsschicht. Physikalisch bezeichnet man einen Impuls als

$$I = m \cdot u. \quad (8)$$

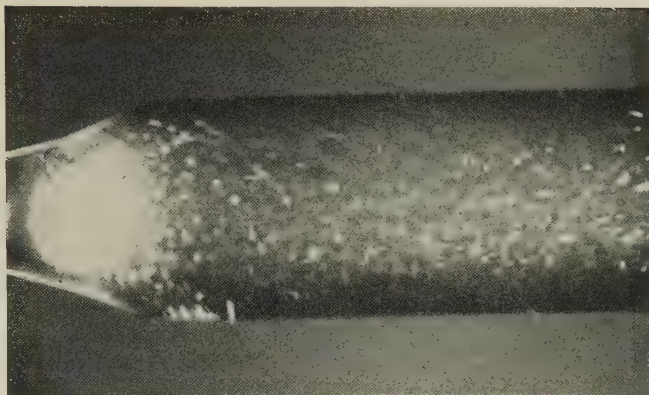


Abb. 7. Ausschnitt aus dem Film über Strömungsversuche. Glasröhrchen Nr. 9 der Versuchsreihe A. Diffusorwinkel $\alpha = 21^\circ$; Strömungsgeschwindigkeit $u = 3,4$ cm sec; Durchmesser an der engsten Stelle 3,0 mm; $k = 129,0$. Die Wirbelbildung ist hier so stark, daß die Strömung scheinbar rückläufig wird. Die helle Stelle unten im Photo ist durch einen Lichtreflex an der Einengungsstelle des Glasröhrchens bedingt.

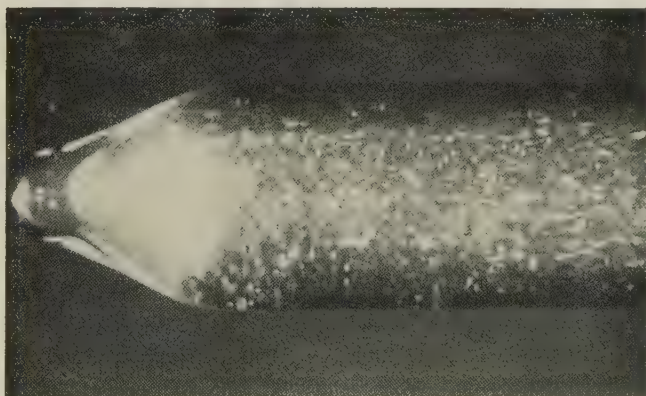


Abb. 8. Ausschnitt aus dem Film über Strömungsversuche. Glasröhrchen Nr. 10 der Versuchsreihe A. Diffusorwinkel $\alpha = 23^\circ$; Strömungsgeschwindigkeit $u = 1,9$ mc/sec; Durchmesser an der engsten Stelle 2,2 mm; $k = 152,0$. Wirbelbildung: +++ (ε); Beginn der turbulenten Strömung; die Wirbelbildung dehnt sich auf den ganzen abgebildeten Röhrchenabschnitt aus.

Der Impuls wird zum Teil sicher von der Elastizität der Venenwand aufgefangen, zum Teil beschleunigt er die Blutteilchen in der Vene senkrecht zur Blutstromrichtung. An einem zweiten Modell versuchte ich die Pulsübertragung unter diesen Gesichtspunkten zu studieren: In einem kleinen Stahlrahmen a wurde ein Polyvinylschlauch b eingespannt, durch den das Glycerin-Wasser-Gemisch

strömte. Die Geschwindigkeit wurde wie bei den oben beschriebenen Experimenten auf Werte eingestellt, die etwa der Blutstromgeschwindigkeit in den größeren Mesenterialvenen entsprachen. Der durchsichtige Polyvinylschlauch wurde seitlich beleuchtet und konnte durch Aussparungen im Widerlager beobachtet werden. Von unten her wurde dieser Schlauch etwa im Pulsrhythmus durch eine Nockenwelle gegen das über dem Schlauch angebrachte Widerlager komprimiert (Abb. 9).



Abb. 9. Modellversuch zur Impulsübertragung (Versuchsanordnung). Näheres siehe Text. Das Vorratsgefäß enthält eine Mischung von 50 Gewichtsteilen Wasser und 50 Gewichtsteilen Glycerin, in dem Aluminiumteilchen suspendiert sind. a Stahlrahmen, in dem der Polyvinylschlauch b eingespannt ist. Dieser wird von einer Nockenwelle d gegen ein Widerlager e komprimiert. In dem Meßzylinder e kann das Ausflußvolumen und dadurch die Strömungsgeschwindigkeit in b bestimmt werden.

IV. Besprechung der Ergebnisse

Die Entstehung von Wirbeln in verengten Röhrrchen hängt nach meinen Untersuchungen von folgenden Faktoren ab:

1. Von der Strömungsgeschwindigkeit: Je höher die Strömungsgeschwindigkeit, um so leichter treten Wirbel auf. Bei sehr hohen Geschwindigkeiten bleibt die Wirbelbildung manchmal auch bei verengten Röhrrchen aus. Die turbulent strömenden Teilchen üben eine „Schleppwirkung“ τ auf die Partikel in der Wirbelzone aus.

2. Von der Größe des Öffnungswinkels α . Bei Wasser als Versuchsflüssigkeit lagen die Grenzwerte zwischen 7° und 11° , bei Glycerin-Wasser-Gemischen mit der Viskosität des Blutes zwischen 11° und 17° .

3. Von der Viskosität der Flüssigkeit. Bei hoher Viskosität entstehen nur bei großem Diffusorwinkel Wirbel. Eck fand in dem Faktor $\alpha \cdot \frac{1}{4} RE$ ein Maß für die Wirbelbildung in Diffusoren.

4. Von der Länge des eingeeigten Röhrchenabschnittes. Die Reynolds-Zahl ist dieser Länge l direkt proportional. Mit wachsendem l vergrößert sich das Produkt $\alpha \cdot \sqrt[4]{RE}$, und damit steigt die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Wirbeln. So erklärt sich der scheinbare Widerspruch in der Tabelle 4 für die Versuchsreihe C bei den Röhrchen 4^+ und 7. Das Röhrchen 4^+ hat einen Diffusorwinkel von $\alpha = 18^\circ$, aber es entstehen bei 2,8 cm/sec Strömungsgeschwindigkeit keine Wirbel; das Röhrchen 7 hat einen Winkel von nur 11° , bei $u = 2,0$ cm/sec, zeigt jedoch trotzdem Wirbelbildung.

Zu den genannten Faktoren Strömungsgeschwindigkeit, Diffusorwinkel, Viskosität der Flüssigkeit und Länge der verengten Strecken käme u. a. als wichtiger 5. Faktor noch die Elastizität der Venenwand hinzu, die ich in meinen Experimenten nicht berücksichtigen konnte.

An dem Beispiel der Versuchsreihe A, Röhrchen 10, soll die Reynolds-Zahl und das Produkt $\alpha \cdot \sqrt[4]{RE}$ berechnet werden: $\alpha = 23^\circ$; $u = 31,6$ cm/sec; ρ ist etwa 1,2 (spezifisches Gewicht des Wasser-Glyzerin-Gemisches); $\eta = 5 \cdot 10^{-2}$ (absolute Viskosität).

$$RE = \frac{\rho}{\eta} \cdot l \cdot u = \frac{1,2}{5 \cdot 10^{-2}} \cdot 2,5 \cdot 31,6.$$

$RE = 1895$, ist damit größer als der Grenzwert 1160 (siehe Eck). Dann wird:

$$k = \alpha \cdot \sqrt[4]{RE} = 23 \cdot \sqrt[4]{1895} = 152.$$

In der 4. Spalte der Tabellen 2 bis 5 sind die Längen der verengten Röhrchenabschnitte angegeben, in der 11. Spalte der Wert $k = \alpha \cdot \sqrt[4]{RE}$. Wirbelbildung tritt ein, wenn k einen bestimmten Wert übersteigt. Jedes in den Versuchen verwendete Röhrchensystem hatte seinen eigenen Grenzwert $\lim k$:

Versuch A: $\lim k$ etwa 50

Versuch B: $\lim k$ etwa 50

Versuch C: $\lim k$ etwa 80

Versuch D: $\lim k$ wahrscheinlich über 100.

In der Versuchsreihe D entstanden auch bei $k = 97,4$ keine Wirbel. Die Wirbelbildung im 7. und 8. Röhrchen des Versuches C war nur schwach; man muß annehmen, daß in der Versuchsreihe C

der Grenzwert für k über 80 liegt. Ungeklärt bleibt dann das Ergebnis des Versuches C 7 ($k = 42,8$) mit Wirbelbildung.

Die in den Tabellen mitgeteilten Zahlen sind sicher keine absolut richtigen Werte, sie gestatten aber, die Strömung unter quantitativen Gesichtspunkten zu betrachten.

Bei jeder Verengung des Venenlumens durch den arteriellen Puls nimmt der Seitendruck in der Vene ab, der Staudruck zu (vgl. Bernoullische Gleichung). Der mit zunehmender Einengung abnehmende Seitendruck in der Vene erlaubt, daß die Energie des schwachen arteriellen Volumpulses optimal ausgenützt wird. Der Öffnungswinkel α des „Venendiffusors“ ist nicht bekannt. Die Länge l des Venenstückes, auf das der arterielle Puls einwirken kann, ist indirekt proportional dem Sinus des Winkels β , unter dem sich die beiden Gefäße kreuzen (Abb. 10). Die Strecke $BC = d_2/\sin \beta$ ($\beta =$ Kreuzungswinkel zwischen Arterien- und Venenast). Da diese Kreuzungswinkel häufig klein sind, wird die entscheidende Strecke $BC = l$ relativ lang, so daß selbst bei kleinem Diffusorwinkel α Wirbel zu erwarten sind.

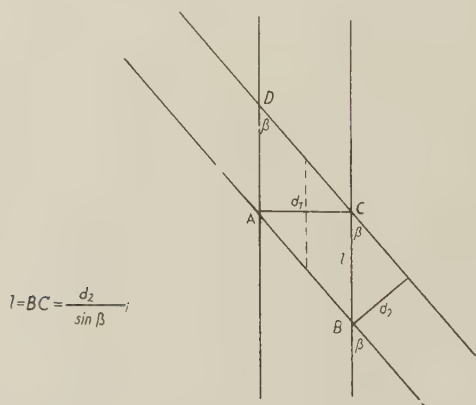


Abb. 10. Schema eines kreuzenden Arterien- und Venenastes. Die Länge der Strecke $BC = l$ ist maßgeblich für die Intensität der Pulsübertragung. l ergibt sich nach den Gesetzen der Trigonometrie zu $l = d_2/\sin \beta$; d_1 und d_2 sind die Durchmesser der kreuzenden Gefäße; β der Kreuzungswinkel.

Die Bedeutung der Impulsübertragung von der Arterie auf die Vene ist wahrscheinlich sehr gering. Der beschriebene Modellversuch zur Impulsübertragung ergab:

a) Dreht man die Nockenwelle mit einer Geschwindigkeit von etwa 60 bis 70 Umdrehungen in der Minute (Pulsfrequenz), so verringert sich das Ausflußvolumen. Die Kompression durch die Nockenwelle hemmt, wie zu erwarten, die Strömung im Polyvinylschlauch.

b) Hinter der Einengungsstelle durch den Exzenter treten kurzfristig schwache Wirbel auf. Wahrscheinlich sind diese Wirbelbildungen aber nicht durch den übertragenen Impuls, sondern durch die Eindellung bedingt. Unser Modellversuch gestattet somit nicht, die Bedeutung der Impulsübertragung für die Wirbelbildung sicher zu beurteilen.

Natürlich darf man die in den Experimenten gewonnenen Ergebnisse nicht unmittelbar auf die Blutströmung in den Mesenterialvenen übertragen. Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag liefern zum Problem der Blutströmung im allgemeinen und zu dem der Wirbelbildung im besonderen. Bisher hat nur v. Kügelgen über Wirbelbildung im Blutgefäßsystem berichtet.

Zwei hypothetische Folgerungen aus diesen Versuchen bedürfen weiterer experimenteller Klärung:

1. Die in den Mesenterialvenen auftretenden Wirbel können als Ventile für die Blutstromregulation dienen.

2. An machen Stellen des Gefäßsystems verursachen Wirbel die Ausbildung von Venenklappen.

Diese Folgerungen sind experimentell noch nicht ausreichend gesichert. Arvay, Kubik und Szücs konnten allerdings schon 1953 beim Hund durch Einengung der Aorta an bestimmten Stellen Klappen erzeugen. Diese Klappenbildung wurde durch Wirbelströmung erklärt.

Letztlich ist die Frage nach der Blutstromregulation in klappenlosen Venen ungeklärt. Mich interessierte dieses Thema im Zusammenhang mit der arterio-venösen Koppelung, die durch morphologische Untersuchungen für das Mesenterialgefäßgebiet möglich erschien.

V. Zusammenfassung

Die Äste der A. und V. mesenterica cranialis überkreuzen sich an zahlreichen Stellen. Der arterielle Puls führt zu rhythmischen Verengerungen des Venenrohres. Auf Grund hypothetischer Überlegungen stellten wir den Begriff „funktionelle Venenklappen“ auf. An den Einengungsstellen des Venenrohres kommt es im Venenlumen unter bestimmten Bedingungen zur

Wirbelbildung. Die Bedeutung dieser Wirbel für die Regulation des Blutstromes in einer Richtung sowie für die Entstehung der Venenklappen überhaupt ist problematisch, die Problematik kurz aufgezeigt.

Modellversuche sollten die hydrodynamischen Grundlagen dieser Überlegungen sichern. Unterschiedlich stark verengte Glasröhrchen verschiedenen Durchmessers wurden mit einer Suspension von feinsten Aluminiumteilchen in einem Glycerin-Wasser-Gemisch durchströmt. Das Gemisch besaß etwa die Viskosität des Blutes. Die Strömungsgeschwindigkeit wurde der Geschwindigkeit des Blutstromes im Hauptstamm und in den Rr. primarii und secundarii der Mesenterialvenen angeglichen. Die Auswertung der Versuche wurde durch Film gesichert. Der Faktor $\alpha \cdot \sqrt[4]{RE}$ soll entscheidend sein für die Wirbelbildung, die im einzelnen von folgenden Faktoren abhängig ist:

1. dem Öffnungswinkel des Diffusors α ,
2. der Strömungsgeschwindigkeit u ,
3. der Viskosität der Flüssigkeit μ ,
4. der Länge des verengten Rohrabchnittes.

Aus den Werten 2 bis 4 ermittelt man die Reynolds-Zahl. Die Länge der verengten Venenstrecke an den Kreuzungsstellen mit den Arterien ergibt sich aus $d/\sin \beta$, wenn d der Arterien Durchmesser, β der Kreuzungswinkel der beiden Gefäße ist. Die Tabellen geben einen Überblick über die durchgeführten Versuche.

Die Bedeutung des Querimpulses bei der Pulsübertragung für die Wirbelbildung wurde untersucht.

VI. Schrifttum

- Arvay, A., I. Kubik und O. Szűcs: Klappenbildung in der Aorta infolge experimenteller Einengung. Ungarische Arbeit 1954.
- Doerfler, W.: Morpholog. Beiträge zum Rückstrom des venösen Blutes im Pfortadergebiet. *Morph. Jb.* **100**, 3 (1959).
- Eck, B.: Technische Strömungslehre, Berlin 1957.
- Kügelgen, A. v.: *Verh. d. Anat. Ges., Anat. Anz.* **100** Erg.-H. 203 (1953).
- Nikuradse, I.: *VDI.-Forsch. Heft* **289** (1928).
- Peters, F.: *Ing. Arch.* **2** (1931) 91.
- Pohl, R. W.: Einführung in die Experimentalphysik, Bd. 1.
- Polzin, I.: *Ing. Arch.* **11** (1940) 361.
- Prandtl, L.: Führer durch die Strömungslehre; Braunschweig 1956.
- Riffart, A.: *VDI.-Forsch. Heft* **289**, Berlin 1928.
- Rein-Schneider: Einführung in die Physiologie des Menschen, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956.
- Tollmienn, W.: 50 Jahre Grenzschichtforschung; Braunschweig 1955.

Dr. Walter Doerfler
München 15, Pettenkoferstraße 11
Anatomisches Institut

Ein Beitrag zur Innervation der Colonspirale der Bisamratte (*Ondatra zibethica* L.)

Von

H. Lupp¹

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 3. April 1959)

Einleitung

Bei der Bisamratte formt der Anfangsteil des Colon ascendens einen spiralartigen Kegel (Colonspirale) mit vier inneren weitlumigen zentripetalen und vier äußeren englumigeren zentrifugalen Windungen (Abb. 1). Die innere Auskleidung der Colonspirale wird durch ein Kerckringsches Faltenrelief dargestellt (Lupp, 1957).

Nach Untersuchungen von Lupp (1957) enthalten die Kerkringfalten an der antimesenterialen Seite der Colonspirale dicht nebeneinanderliegende tubulöse Schleimdrüsen. Die an der mesenterialen Seite verflachende Tunica mucosa besitzt dagegen z. T. spärliche Krypten, in denen nur Becherzellen vorkommen. Bemerkenswert ist, daß sich die Schleimsekrete im inneren Schenkel der Colonspirale an der antimesenterialen Seite aus stark sauren, im äußeren Schenkel dagegen aus schwach sauren bis neutralen Mucinen zusammensetzen.

Die Baueigentümlichkeiten der Colonspirale der Bisamratte², die eine spezifische Funktion im Verdauungsgeschehen vermuten las-

¹ Herrn Prof. Dr. Ph. Stöhr danke ich für seine Unterstützung beim Erlernen der Bielschowsky-Gros-Methode. Herrn Dr. Andrejewski danke ich für seine Hilfe in Fragen der zeichnerischen Darstellung der Nerven.

² Nach Harder (1950) ist die spiralige Umformung des Anfangsabschnittes des Colon ascendens für microtine Nager charakteristisch.

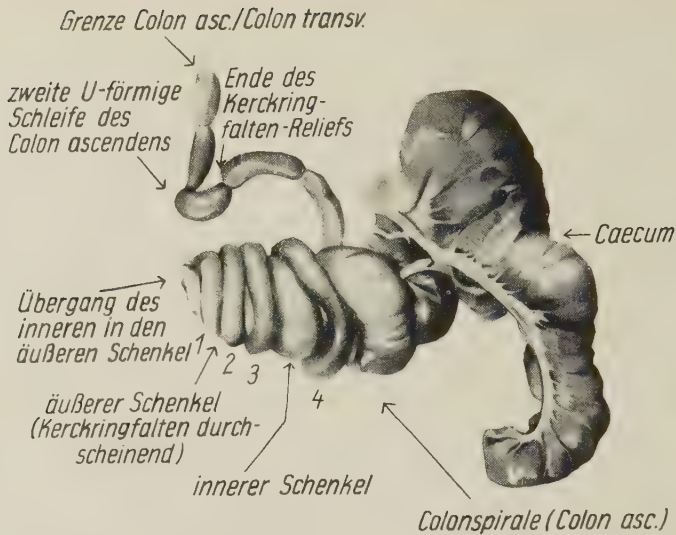


Abb. 1. Colonspirale und Caecum der Bismartrate. Die Spitze des Caecum wurde von cranial und rechts nach caudal und links (auf der Abb. rechts) gezogen. $\frac{1}{2}$ natürl. Größe. Zeichnung; nach Luppä (1957).

sen, sind der Anlaß für folgende Untersuchung der Innervationsverhältnisse dieses Darmabschnittes.

Über die Innervation im Bereich des vegetativen Nervensystems existieren zahlreiche Arbeiten, die meist zu der heute noch immer umstrittenen Frage nach der Natur der feinsten Innervationsverhältnisse Stellung nehmen. Die wichtigsten Arbeiten sind bei Stöhr (1952, 1954a, 1954b, 1957 [hier Zusammenfassung des Schrifttums]), Reiser (1952), Jabonero (1953, 1955), Boeke (1937/38, 1951) und Lawrentjew (1931) zu finden.

Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangten Schleimhautstücke aus der Colonspirale mehrerer ausgewachsener Bismartratten. Die Fixation erfolgte sofort nach Abtötung der Tiere in kaltem Formol 1:9 und in Sublimatgemisch nach Heidenhain.

Zur Nervendarstellung wurden Darnteile verwendet, die mehrere Wochen in kaltem Formol 1:9 neutral aufbewahrt waren. Von diesem Material wurden 20–30 μ dicke Gefrierschnitte nach Bielschowsky-Gros imprägniert. Zur Darstellung der argyrophilen Fasern wurden Paraffinschnitte nach Gomori (1937) versilbert, andere Paraffinschnitte mit Methylenblau (0,1 %ig wäßrig) gefärbt.

Befunde

Die Wandung der Colonspirale besitzt wie bei allen Säugetieren 3 Nervenplexus: den inter- und subglandulär liegenden Plexus

mucosus, den submucösen Plexus submucosus (Meissner) und den sich zwischen Längs- und Ringmuskelschicht ausbreitenden Plexus myentericus (Auerbach). An Längsschnitten durch die Wandung der Colonspirale erscheint der Plexus myentericus in von Bindegewebsfasern getrennten Abschnitten (= Knotenpunkte des Auerbachschen Geflechts mit Ganglienzellgruppen), die hier dichter nebeneinanderliegen als im Dünndarm des gleichen Versuchstieres. Dieser Befund wird durch verschiedene Dehnungszustände der Darmmuskulatur nicht wesentlich beeinträchtigt.

Eine Ganglienzelle aus dem Plexus myentericus ist in Abbildung 2 wiedergegeben. Der exzentrisch gelagerte große Kern ist auffallend chromatinarm, das Neuroplasma enthält zahllose Neurofibrillen, die sich in den verschiedensten Richtungen kreuzen. Oberhalb des Ganglienzellkernes, in Richtung zu wegführenden Fortsätzen erscheinen die feinen Neurofibrillen z. T. etwas verdickt und dichter netzartig angeordnet als in den übrigen Abschnitten der Ganglienzelle (Abb. 2). Beim Austritt aus der Zelle bilden die Neurofibrillen des intraplasmatischen Fibrillenwerkes am dem Zellkern gegenüberliegenden Zellpol einen stärkeren Fortsatz, der vielleicht als Neurit angesehen werden kann (Abb. 2).

Die multipolare, von Kernen des Hüllplasmodiums umgebene Ganglienzelle aus dem Plexus myentericus der Colonspirale ist nach dem morphologischen Befund dem Typus I nach Dogiel zuzurechnen.

Die neurofibrilläre Formation im inter- und subglandulären Bindegewebe der Schleimdrüsen ist mit Hilfe der Bielschowsky-

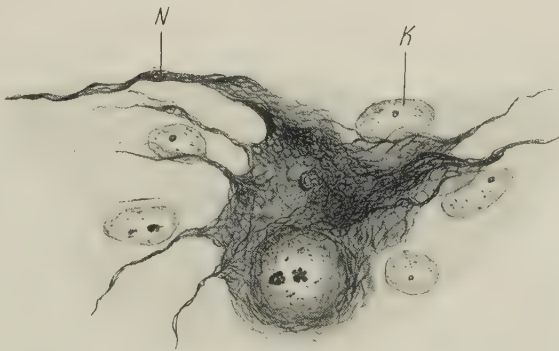


Abb. 2. Colonspirale der Bisamratte. Ganglienzelle aus dem Plexus myentericus. Typus Dogiel I. K Kern des Hüllplasmodiums. N Neurit? Bielschowsky-Methode. Vergr.: 1400:1.

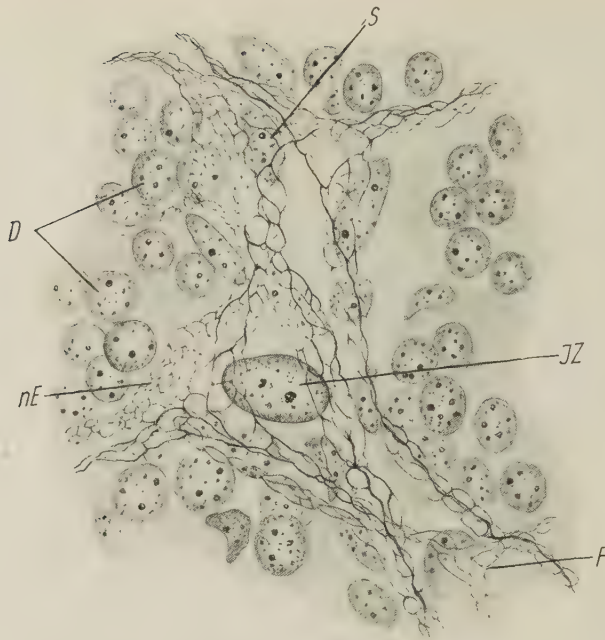


Abb. 3. Plexus mucosus, Colonspirale der Bisamratte. IZ Kern der Interstitiellen Zelle; S Schwannscher Kern; n E nervöse retikuläre Endformation auf den mucösen Drüsen. F feinste Neurofibrillen anastomosierend. D Kerne der mucösen Drüsen. Bielschowsky-Methode. Vergr.: 1600:1.

Methode in Abbildung 3 dargestellt. Von Schwannschen Kernen begleitete Nervenfasern bilden ein teils grob- und teils feinmaschiges Flechtwerk. Daneben verlaufen anastomosierende feine Nervenfibrillen, die vorwiegend in der Nachbarschaft der Schleimdrüsentubuli feinste, wabenartig angeordnete, offenbar nervöse Strukturen erkennen lassen. Die Stellen des Zusammentretens feinsten Fasern sind im Präparat durch knotenartige Verdickungen gekennzeichnet, über deren morphologische Wertigkeit noch nichts ausgesagt werden kann. Der Übergang anastomosierender Neurofibrillen des kernhaltigen Plasmodiums in feinste retikuläre Strukturen ist in Abbildung 3 an mehreren Stellen gut zu erkennen. Hin und wieder sind solche Strukturen zu beobachten, die mit der Bielschowsky-Methode nur sehr schwach imprägniert sind (Abb. 3). Inwieweit diese nervöser Natur sind, müßte noch näher untersucht werden. Reiser (1933) vermutet in derartig heller erscheinenden Strukturen bereits Bestandteile des innervierten Gewebes.

In der Mitte der in Abbildung 3 (IZ) dargestellten nervösen Formation liegt eine der interstitiellen Zellen, deren Zellgrenzen bis heute noch nicht einwandfrei dargestellt werden konnten.

Besonderes Interesse beansprucht die Beziehung der oben beschriebenen feinsten nervösen Strukturen zum Protoplasma der Schleimdrüsenzellen. Nach Abbildung 3 (links oben, links Mitte) scheinen feinste Nervenfasern unter Beibehaltung der retikulären Endformation in das Protoplasma einzutreten. Die zur Klärung der Verhältnisse durchgeführten Untersuchungen in verschiedenen Bezirken der Colonspirale ergaben mit der Bielschowsky-Methode keinen eindeutigen morphologischen Nachweis von Neurofibrillen im Protoplasma der Drüsenzellen. Die feinsten Nervenetze scheinen eher die Drüsenzellen zu umhüllen.

Sunder-Plassmann (1953) beobachtete dagegen mit der Bielschowsky-Methode terminale Strukturen bei anderen Untersuchungsobjekten im Protoplasma, ja selbst im Kerninneren von Drüsenzellen. Offenbar ist Sunder-Plassmann in diesem Punkte doch etwas zu weit gegangen.

Über die Innervation im Bereich der Tunica propria und Lamina muscularis mucosae gibt die Abbildung 4 Auskunft. Subglandulär verlaufen anastomosierende neurofibrilläre Stränge verschiedener Stärke, von denen in Abbildung 4 je eine Abzweigung in die Drüsenregion und in die Lamina muscularis mucosae führen. Neben diesen Faserzügen breitet sich ein feines fibrilläres Gitterwerk, das besonders auf der Muscularis mucosae eine innige Verflechtung feiner und feinsten terminaler Elemente zeigt, welche häufiger Anastomosen als die kräftigeren Nervenfasern bilden. Während bei den Schleimdrüsen eine intraplasmatische Fortsetzung inter- und subzellulär sich erstreckender Reticulare nicht festgestellt werden konnte, scheinen bei den Muskelzellen der Muscularis mucosae die im Präparat nur sehr schwach imprägnierten Reticulare intraplasmatische Fortsetzungen zu bilden, was bereits Reiser (1933) und Stöhr (1934) angenommen hatten. Auch hier müßte die nervöse Natur derartiger feinsten Faserelemente erwiesen werden.

Die Verbindung zwischen den intramuralen Endgeflechten und den subglandulären fibrillären Strängen (präterminale neurofibrilläre Stränge) ist in Abbildung 4 (rechts oben bei Tp) gut zu erkennen. In die Muscularis mucosae abzweigende stärkere Neurofibrillen demonstrieren den direkten Übergang in immer feiner werdende terminale Strukturen.

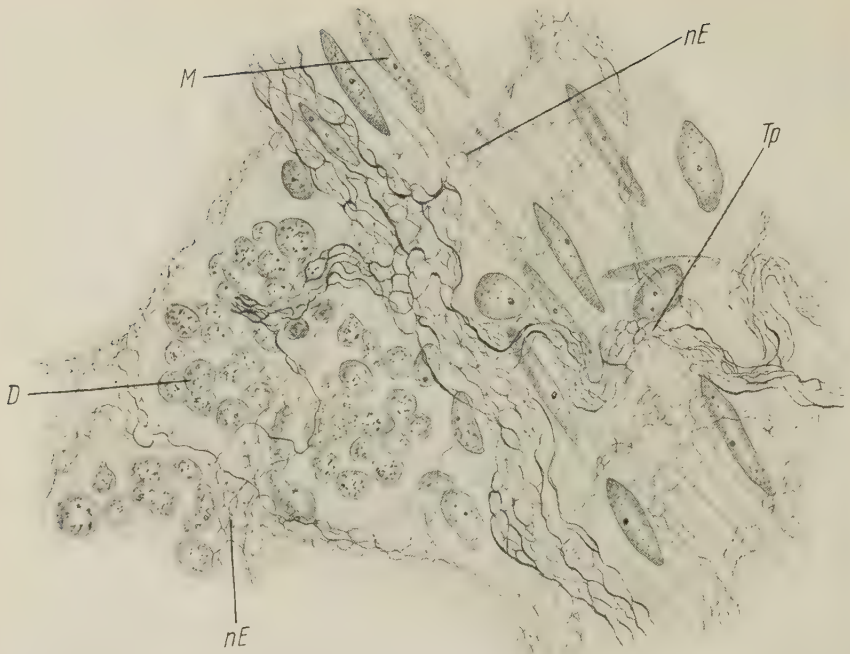


Abb. 4. Colonspirale der Bisamratte. Neurofibrilläres Endgeflecht in der Tunica propria und auf der Muscularis mucosae. Tp Präterminalneurofibrilläre Stränge; nE nervöse Endformation. D Drüsen. M Muscularis mucosae. Bielschowsky-Methode. Vergr.: 1300:1.

Zur Demonstration der Innervation der Blutgefäße wurde eine Arterie aus dem Bereich der Tela submucosa gewählt (Abb. 5). Die Adventitia wird von kräftigeren neurofibrillären Strängen begleitet, die mit zarteren Nervenfasern anastomosieren. Im histologischen Präparat scheinen die stärkeren Nervenstränge in ihrem Verlauf das Kaliber zu verändern (Abb. 5). In dieses Flechtwerk sind Schwannsche Kerne eingebettet. Abzweigungen jener nervösen Struktur in das Innere der Gefäßwand können nach Abbildung 5 zunächst in dem zur Adventitia gehörenden Bindegewebe und dann in der Muscularis festgestellt werden. Die nervöse Endformation zeigt sich auch hier wieder als eng- und grobmaschiges Netzwerk feinsten, imprägnierter Elemente, die teils im Gefolge stärkerer Fasern, teils unabhängig von ihnen zu sehen sind (Abb. 5). Schwannsche Kerne fehlen der zuletzt beschriebenen nervösen Endformation (Abb. 5).

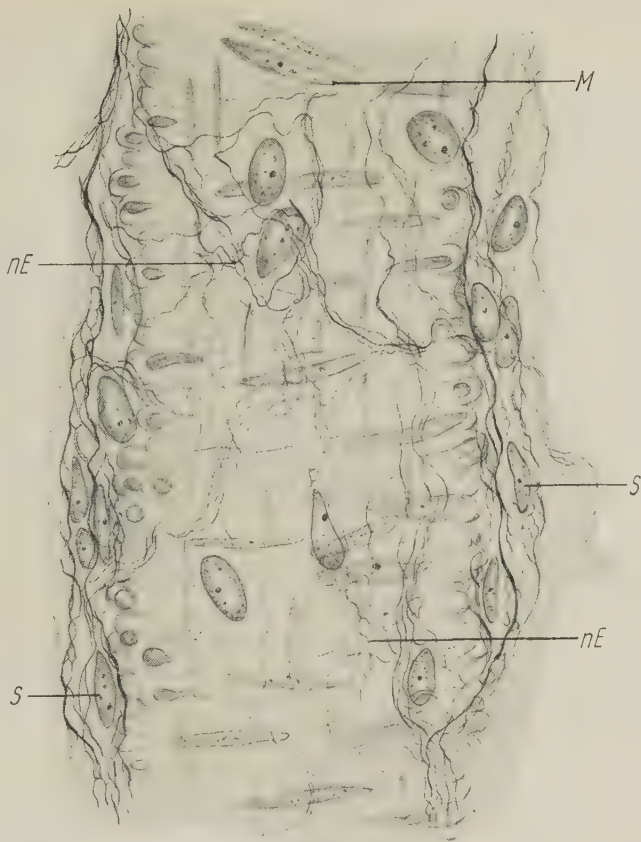


Abb. 5. Nervöses Endnetz in der Adventitia und der Muscularis einer Arterie. Submucosa der Colonspirale der Bismarratte. n E nervöse Endformation. S Schwannscher Kern. M Muscularis. Vergr.: 1170:1.

Um festzustellen, ob es sich bei der neurofibrillären Endformation in der Wandung der Colonspirale nur um ein Netzwerk feinsten Retikulinfasern (argyrophile Fasern, Gitterfasern) handelt, wurden 5- μ -Paraffinschnitte formolfixierten Vergleichsmaterials der Versilberung nach Gomori unterzogen. Selbst bei ausgezeichneter Imprägnation¹ waren in keinem Präparat die feinen

¹ Nach Petry (1956) ist zur Erzielung einer guten Gomori-Imprägnation die Dauer des Aufenthaltes der Schnitte in dest. Wasser ausschlaggebend. 10- μ -Schnitte sollen nach seinen Angaben 10 Sec. in dest. Wasser verweilen. Ich erhielt bei 5- μ -Schnitten nach 6 Sec. die optimale Imprägnation.

Strukturen zu erkennen, die mit der Bielschowsky-Gros-Methode bei gelungener Versilberung zur Darstellung gebracht werden konnten. Es müßte allerdings näher untersucht werden, inwieweit durch die Gomori-Versilberung an formolfixiertem Paraffinmaterial feinste Bindegewebsfasern imprägniert werden.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde mit der Methode nach Bielschowsky-Gros die feinere Innervation in der Wandung der Colonspirale der Bisamratte untersucht. Die wichtigsten Ergebnisse sind folgende:

Als Endausbreitung des intramuralen Nervensystems konnten feinste, stärker und schwächer anastomosierende Neurofibrillen beobachtet werden.

Auf den mucösen Drüsen bildet das nervöse Endgeflecht engmaschige Netze ohne nachweisbare Fortsätze in das Protoplasma der Drüsenzellen.

Im Protoplasma der Muskelzellen wurden stellenweise Strukturen festgestellt, die offenbar als zur nervösen Endformation gehörig angesehen werden können.

Schrifttum

- Boeke, J.: Über die Verbindungen der Nervenzellen untereinander und mit den Erfolgsorganen. Verh. Anat. Ges., Erg.-H. z. **85**. Bd. d. Anat. Anz. (1937/38).
- Sympathischer Grundplexus contra Terminalretikulum. Eine Antwort an Prof. Stöhr. Acta Neuroveget. **2**, H. 1/2 (1951).
- Gomori, G.: Silver impregnation of reticulum in paraffin sections. Amer. Journ. Path. **13** (1937) 993—1002.
- Harder, E.: Zur Gliederung des Enddarmes der Nagetiere. Anat. Anz. Erg.-H. z. Bd. **97** (1950) 235—238.
- Jabonero, V.: Sobre la sinapsis en los ganglios simpaticos. Arch. espan. Morf. **10** (1953) N. 35—38.
- Etudes sur les synapses du système neurovégétatif peripherique. I. Les synapses dans les ganglions sympathiques humains. Z. mikr.-anat. Forsch. **61** (1955) 360—419.
- Lawrentjew, B. J.: Zur Lehre von der Cytoarchitektonik des peripherischen autonomen Nervensystems. Z. mikr.-anat. Forsch. **23** (1931) 527 bis 531.
- Luppä, H.-W.: Über die Colonspirale der Bisamratte (*Ondatra zibethica*). Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. Jahrg. VI, H. 4 (1957) 583—588.

- Petry, G.: Bemerkungen zur Versilberung nach Gomori. *Z. wiss. Mikrosk.* **63**, H. 4 (1956) 337—338.
- Reiser, K. A.: Über die Endausbreitung des Vegetativen Nervensystems. *Z. Zellforsch.* **17** (1933) 610—641.
- Bemerkungen zum Feinbau der vegetativ-nervösen Peripherie. *Acta neuroveget.* **4** (1952) 179—187.
- Stöhr, Ph. jun.: Mikroskopische Studien zur Innervation des Magen-Darm-Kanals. III. *Z. Zellforsch.* **21** (1934) 243—278.
- Zusammenfassende Ergebnisse über die mikroskopische Innervation des Magen-Darm-Kanals. *Erg. Anat.* **34** (1952) 250—401.
- Zusammenfassende Ergebnisse über die Endigungsweise des Vegetativen Nervensystems. I. *Acta neuroveget.* **10**, H. 1—2 (1954a) 21—61.
- Zusammenfassende Ergebnisse über die Endigungsweise des Vegetativen Nervensystems. *Acta neuroveget.* **10**, H. 1—2, II. (1954b) 62—109.
- Mikroskopische Anatomie des Vegetativen Nervensystems. *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Erg.* **4** (1) (1957).
- Sunder-Plassmann: Sympathikus-Chirurgie. G. Thieme, Stuttgart 1953.

Dr. Hans Lupp
Halle a. S., Domplatz 4
Zoologisches Institut

Vergleichend-morphologische Untersuchung des Fingerstreckers, *M. extensor digitorum*, beim Menschen und einigen Säugern

Von

A. Kaneff

Mit 11 Abbildungen und 3 Tabellen

(Eingegangen am 16. April 1959)

Die Untersuchungsergebnisse, die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilt werden, stellen eine Fortsetzung der in meinem Aufsatz „Beitrag zur Morphologie der Sehnen und der Bäuche des Fingerstreckers, *M. extensor digitorum*, beim Menschen“ beschriebenen dar. Die diesbezüglichen Beobachtungen haben gezeigt, daß die Sehnen des Fingerstreckers nicht nur häufig in zwei oder mehr Schenkel gespalten sind, sondern auch, daß ihre abgespaltenen Sehnenbündel sehr oft zu den benachbarten radialeren Fingern gehen und mit ihren Dorsalaponeurosen verwachsen. Diese Erscheinung findet man in 83% der Fälle bei der Sehne des 5. Fingers und in 31% bei der des 4. Fingers. Am seltensten kommt eine Vereinigung von Sehnenschenkeln der Sehne für den Zeigefinger mit der des Daumens (0,5%) und der Sehne für den 3. Finger mit jener des Zeigefingers (1%) vor. Der Ansatz der abgespaltenen Sehnenbündel an den benachbarten ulnaren Fingern ist im allgemeinen eine seltenere Erscheinung. Er findet sich am häufigsten bei der Sehne des 4. Fingers (8,5%), während er bei der Sehne des Zeigefingers überhaupt nicht vorkommt. Bemerkenswert dabei ist, daß bei diesen 8,5% der Fälle die Sehne für den 5. Finger fehlt. Außerdem ist bei 6,5% der Fälle ein überzähliger, zusätzlicher Muskel festzustellen, der mit dem Bauch oder mit dem Bauch und der Sehne für den 5. Finger verwachsen ist und sich an der ulnaren Ecke der

Aponeurose des 4. Fingers, seltener an der radialen Ecke dieser des 5. Fingers und am seltensten an der ulnaren Ecke der Aponeurose des 3. Fingers ansetzt. Beim Menschen wurde ein abgespaltener Bauch mit einer Sehne für den Daumen sehr selten festgestellt. Diese große Variabilität der Sehnen und der Bäuche des Fingerstreckers sowie der Austausch von Sehnenbündeln zwischen benachbarten Sehnen sind für die Evolutionsmorphologie beim Menschen von großem Interesse.

Vergleichende Anatomie

Nach Howell (1936) besitzt der *M. extensor digitorum* (communis) bei *Platypus* eine einzige Sehne, die sich am Rücken der Mittelhand verbreitet und Sehnenbündel zu den vier ulnaren Fingern entsendet. Nach Brooks, Haines, Dobson, Leche, Ribbing (zitiert nach Straus) entsendet der Muskel bei *Ornithorhynchus*, *Echidna*, *Erinaceus* und *Vesperugo* eine Sehne auch zum Daumen. Bei den meisten fünffingerigen Säugern hat der Muskel 4 Bäuche und 4 Sehnen, je eine für die vier ulnaren Finger. So wird er von Ellenberger-Baum, Baum-Zietzschmann, Martin, Petkoff, Klimoff, Scharlau, Bolk, Bronn bei Nagetieren und Fleischfressern beschrieben.

Nach Pira, Macalister, Sommer und Duvernoy ist manchmal die Sehne des Fingerstreckers für den 5. Finger bei den Primaten dünner im Vergleich zu diesen für die anderen Finger. Nach Deniker (zitiert nach Le Double) kann die Sehne bei *Gorilla* vollständig fehlen. Derselbe Befund wird von Meckel mitgeteilt bei *Ateles* (nach Bronn) und von Dobson bei *Cercopithecus* (nach Straus).

Nach dem zuletzt genannten Autor ist der Fingerstrecke bei den Säugern dem *M. humerodorsalis* niedrigerer Vertebraten homolog, wobei sein Anfang und sein Ansatz eine distale Verschiebung durchgemacht haben. Bei den Antropoiden ist, mit Ausnahme des *Gibbons*, eine fortschreitende Isolation seiner einzelnen Sehnen zu beobachten, die in höchstem Grade beim Menschen angetroffen wird.

Sommer ist der Ansicht, daß es sich beim Mangel der Sehne für den 5. Finger um eine völlige Verschmelzung der Komponenten des 4. und 5. Fingers handelt. Es bleibt jedoch nur ein Sehnenbündel übrig, das vom 4. Finger zum 5. zieht. Bis jetzt sind die Befunde

über Spaltung der Sehnen des Fingerstreckers und das Hinziehen der abgespaltenen Sehnenschenkel zu den benachbarten Fingern oder zu ihren Sehnen nur erwähnt, jedoch nicht ausführlich beschrieben und aufgeklärt worden.

Was die embryonale Entwicklung des Muskels betrifft, wissen wir heute, daß er von der oberflächlichen Schicht des Extensorenblastems der oberen Extremität stammt (Keibel, Mall).

Um die Prozesse, die die einzelnen Teile des Fingerstreckers durchmachen, verstehen zu können, benötigt man noch mancher Tatsachen. Um sie zu ermitteln, habe ich folgende Präparate untersucht:

1. 100 obere Extremitäten menschlicher Embryonen und Feten, die mit Karbol-Formol für die makroskopische Untersuchung konserviert waren und eine Scheitel-Fersen-Länge von 4,8 cm bis 37 cm hatten.
2. Zwei vordere Extremitäten eines erwachsenen *Macacus Rhesus*.
3. Je 50 vordere Extremitäten von erwachsenen Katzen (*Felis domestica*), Hunden (*Canis familiaris*), weißen Ratten (*Rattus rattus* weiss) und Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*).

Die feinsten Sehnenschenkel habe ich mittels Präparationsmikroskops untersucht.

Auf Grund der Befunde über die Spaltung der Bäuche und der Sehnen des Muskels können 3 Typen aufgestellt werden.

Zum 1. Typus werden Präparate gerechnet, bei welchen weder Bauch noch Sehne des Muskels eine Spaltung aufweist.

Zum 2. Typus gehören die Präparate, bei denen nur die Muskelsehne in 2 oder mehr Schenkel gespalten ist. In bezug auf die Stellen, wo die gespaltenen Sehnenschenkel inserieren, kann er in vier Gruppen eingeteilt werden. Bei der ersten Gruppe (A) vereinigen sich die abgespaltenen Sehnenschenkel distalwärts mit ihrer eigenen Sehne. Bei der Gruppe B setzt sich mindestens einer von den abgespaltenen Sehnenschenkeln an dem benachbarten radialen Finger oder an seiner Sehne an. Bei der Gruppe C heftet sich mindestens einer von den abgespaltenen Sehnenschenkeln an den benachbarten ulnaren Finger oder an seine Sehne. Bei der Gruppe D inserieren mindestens zwei von den abgespaltenen Schenkeln gleichzeitig am radialen und am ulnaren Finger oder an ihren

Sehnen. Zum 3. Typus gehören alle Präparate, bei welchen der Muskelbauch und die Sehne gleichzeitig gespalten sind. Hier sind dieselben Gruppen wie beim 2. Typus vorhanden.

Eigene Befunde

1. Menschliche Embryonen und Feten

Der Muskelbauch und die Sehne für den 2. Finger sind immer gut ausgebildet; 96% von den Präparaten gehören zum 1. Typus. Vom 2. Typus ist nur ein Präparat, das der Gruppe B gehört. 3% der Präparate sind zum 3. Typus, Gruppe B, zuzurechnen. Bei ihnen kommt ein gut differenziertes überzähliges Muskelköpfchen vor, das radial vom Muskelbauch für den 2. Finger gelegen ist und in eine Sehne übergeht, die immer dünner als die Hauptsehne für den 2. Finger ist. Die überzählige Sehne begleitet die



Abb. 1. Rechte obere Extremität eines 25 cm langen menschlichen Fetus. Der Pfeil zeigt auf den von der Sehne für den 4. Finger abgespaltenen Sehnenschenkel, der sich mit der Sehne des 3. Fingers vereinigt

Hauptsehne bis zum Anfang des 4. Faches der *retinaculum extensorum*, wo sie sich trennt, in das 3. Fach eintritt und dort dorsal von der Sehne des *M. extensor pollicis longus* liegt. Am distalen Drittel des 1. Mittelhandknochens verwachsen beide Sehnen miteinander.

Der Muskelbauch und die Sehne für den 3. Finger sind immer gut differenziert. Der Muskelbauch ist verhältnismäßig kurz und liegt ungefähr in der proximalen Hälfte des Vorderarmes. Zum 1. Typus gehören 83% der Präparate und zum 2. Typus 15%. 13% gehören der Gruppe A an. Die übrigen 2% der Präparate sind dem 3. Typus, Gruppe A, zuzurechnen.

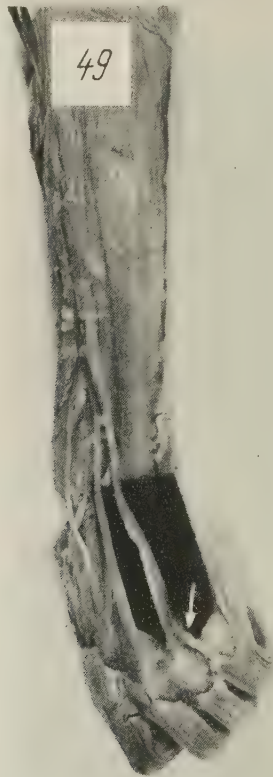


Abb. 2. Linke obere Extremität eines 24,5 cm langen menschlichen Fetus. Der Fingerstrecker hat keine Sehne für den 5. Finger. Der Pfeil zeigt auf den von der Sehne für den 4. Finger abgespaltenen Sehnenschenkel, der als *connexus intertendineus* zu dem 5. Finger geht

Der Muskelbauch für den 4. Finger ist in der Mehrzahl der Fälle selbständig und gut ausgebildet. Die Unterschiede im Verhalten und in der Ausbildung der Sehne sind ziemlich groß. Zum 1. Typus können 56% von den Präparaten zugeteilt werden. Zum 2. Typus gehören 36% von den Extremitäten, bei welchen die abgespaltenen Sehnenschenkel verschiedene Länge und Dicke aufweisen. Von diesen 36 Präparaten gehören 5 der Gruppe A an. Die abgespaltenen medialen Sehnenschenkel sind verschieden lang und dick. Die anderen 22 Präparate sind der Gruppe B zuzurechnen (Abb. 1); 5 von ihnen haben mindestens 2 abgespaltene Sehnenschenkel, wobei der eine beim Köpfchen des 3. Mittelhandknochens an der Sehne des 3. Fingers ansetzt, während sich der andere wieder mit der Hauptsehne für den 4. Finger vereinigt. Bei den anderen 17 Präparaten spalten sich meist auf dem Rücken der Mittelhand von der Hauptsehne für den 4. Finger nur ein einziger Sehnenschenkel ab, der distal zur Sehne für den 3. Finger geht und sich ihr beifügt (Abb. 1). Zur Gruppe C gehören andere 6 Präparate. Bei 5 von ihnen verbreitet sich die Sehne distalwärts auf dem Rücken der Mittelhand streifenförmig, und $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ ihrer Faser ziehen schräg ulnarwärts zum 5. Finger als *connexus intertendineus* (Abb. 2). Beim letzten Präparat dieser Gruppe sind 2 Sehnenschenkel vorhanden: der eine von ihnen setzt sich an der radialen Ecke der Dorsalaponeurose des 5. Fingers an, während der andere wieder mit der Hauptsehne für den 4. Finger verwächst. In allen Fällen dieser Gruppe fehlte die Sehne des *M. extensor digitorum* für den 5. Finger vollständig. Die letzten 3 Präparate sind von der Gruppe D (Abb. 3) und zeichnen sich durch das Vorhandensein von mindestens 2 Sehnenschenkeln aus. Der eine von ihnen gesellt sich distal der Sehne für den 3. Finger zu, während der andere zum 5. Finger zieht.

Dem 3. Typus sind 8 der untersuchten Präparate zuzuteilen; 5 von ihnen gehören zu der Gruppe A und 3 zur Gruppe B. Bei den letzteren Präparaten spaltet sich ein Sehnenschenkel von der Sehne des überzähligen Muskelbauches ab, der sich zur Sehne für den Finger begibt und innig mit ihr in der Höhe des Köpfchens des 3. Mittelhandknochens verwächst.

Der Muskelbauch und die Sehne für den 5. Finger fehlt in 5% der Präparate vollständig. Bei diesen Präparaten stellten wir keine Sehnenverbindung zwischen den 4. und 5. Fingern fest, d. h.,

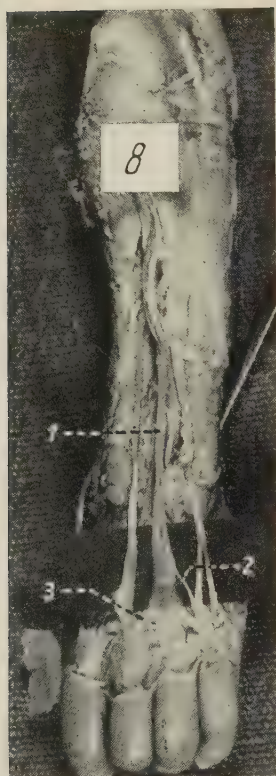


Abb. 3. Linke obere Extremität eines 27 cm langen menschlichen Fetus. Die Sehne für den 4. Finger (1) gibt einen Sehnenschenkel zum 3. Finger (3) und einen zum 5. Finger (2) ab. Der letzte Sehnenschenkel ist mit der radialen Hälfte des m. extensor digiti minimi verwachsen

die Sehne für den 4. Finger sendet keine Sehnenbündel zum 5. Finger.

Zum 1. Typus gehören nur 13% der Präparate. Bei 4 von ihnen ist auf dem Rücken der Mittelhand die Sehne bogenförmig lateralwärts gekrümmt und so fest mit dieser für den 4. Finger verwachsen, daß beide eine dreieckige Aponeurose bilden, von deren zwei distalen Ecken die Sehnen für den 4. und den 5. Finger hervorgehen. Bei den übrigen 9 Präparaten ist die Sehne des 5. Fingers selbständig.

Zum 2. Typus sind 73% der Präparate zuzuteilen. Sie zeigen eine große Vielfältigkeit in bezug auf Dicke, Länge und Ansatz der abgespaltenen Sehnenschenkel. Zur Gruppe A gehören nur



Abb. 4. Obere Extremitäten menschlicher Feten von 33 cm und 31 cm Länge. Verschieden großer Teil des Faserbestandes der Sehne für den 5. Finger (1) geht als radial gerichteter Sehnenschenkel (2) zur Sehne des 4. Fingers

3 Präparate, während die übrigen 70 der Gruppe B zuzurechnen sind (Abb. 4). Bei 53 von ihnen nimmt die neben der Sehne des 4. Fingers gelegene und bis zur Mitte der Mittelhand ungespaltene Hauptsehne für den 5. Finger die Gestalt einer dreieckigen Aponeurose, die sich zwischen dem 4. und 5. Mittelhandknochen befindet und sehr oft eine Strecke weit mit der Sehne für den 4. Finger verwachsen ist. An dieser Stelle spaltet sich dann $\frac{1}{5}$ bis $\frac{3}{4}$ vom Faserbestand der Sehne für den 5. Finger als ein Schenkel ab, der quer zum 5. Finger geht, während die anderen Sehnenfasern an der Dorsalaponeurose des 4. Fingers ansetzen oder innig mit der Sehne des *M. extensor digiti minimi* verwachsen. Die abgespaltenen Sehnenschenkel, die bei Embryonen von 4,8 cm bis zu den Basen der Mittelhandknochen gut voneinander getrennt sind und nur von

sehr schwachen queren Bindegewebefasern zusammengehalten werden, können bei älteren Feten proximalwärts nicht voneinander getrennt werden, da die queren, zwischen ihnen gelegenen Bindegewebsfasern schon sehr fest sind.

Von besonderem Interesse ist die rechte Extremität eines 31-cm-Fetus, bei welcher die Sehne für den 5. Finger auf der Mittelhand sehr fest mit der Sehne des 4. Fingers mittels eines Fascienstreifens verbunden ist, der am distalen Drittel der Mittelhand besonders derb und fest ist. Alle Faserbündel der Sehne für den 5. Finger gehen distal ulnarwärts und sind als *connecus intertendineus* an der Dorsalaponeurose des 5. Fingers angesetzt. Etwas proximal vom 4. osteofibrösen Kanal spaltet sich (Abb. 5) von der Sehne für den 5. Finger ein volar gelegener Sehnenschenkel ab, der etwa $\frac{1}{4}$ ihrer Dicke hat und an der ulnaren Ecke der Dorsalaponeurose des 4. Fingers ansetzt. Bei den übrigen 13 Extremitäten spalten sich von der Sehne für den 5. Finger dünne Schenkel ab, die an ver-



Abb. 5. Rechte obere Extremität eines 31 cm langen menschlichen Fetus. Die Sehnen des Fingerstreckers sind durchgeschnitten und distalwärts umgeklappt. Der Pfeil zeigt auf den volar gelegenen Sehnenschenkel, der sich von der Sehne für den 5. Finger abspaltet

schiedenen Stellen der Hauptsehne entstammen und sich der radialen Hälfte der Sehne des *M. extensor digiti minimi* zugesellen. Nur in 3 von diesen 13 Präparaten liegen diese ulnaren Sehnen-schenkel volar.

Bei dem einen dieser 3 Präparate setzt sich das abgespaltene Sehnenbündel an der ulnaren Ecke der Dorsalaponeurose des 4. Fingers an, während bei den anderen zwei das volar gelegene Sehnenbündel an der radialen Ecke der Dorsalaponeurose des 5. Fingers ansetzt.

Bei allen Präparaten dieser Gruppe ist die Hauptsehne für den 5. Finger auf der distalen Hälfte der Mittelhand verbreitert, und die Hälfte seines Faserbestandes geht gewöhnlich zur Sehne für den 4. Finger.

Das letzte Präparat dieser Gruppe unterscheidet sich von den anderen dadurch, daß der abgespaltene ulnare Sehnen-schenkel distalwärts dünner und breiter wird und am corpus des 5. Mittelhandknochens ansetzt.

Der 3. Typus umfaßt 9 Präparate, die zur Gruppe B gehören. Bei 8 Extremitäten (Abb. 6) verbreitert sich die Sehne des einen von den Muskelbäuchen auf der distalen Hälfte der Mittelhand dreieckig, wobei ein Teil seiner Faser zum 4. Finger, während der andere Teil zum 5. Finger geht. Die dünnere Sehne des zweiten (überzähligen) Muskelbauches, die volar von der Hauptsehne für den 5. Finger gelegen ist, inseriert wie folgt:

- a) an der ulnaren Ecke der Dorsalaponeurose des 4. Fingers (Abb. 6)
— 3 Fälle;
- b) durch Vermittlung der dorsalgelegenen Sehne für den 5. Finger an der radialen Ecke der Dorsalaponeurose des 5. Fingers
— 2 Fälle.
- c) Seine Sehnenbündel teilen sich: die radiale Hälfte gesellt sich der Hauptsehne für den 4. Finger oder setzt sich an der ulnaren Ecke der Dorsalaponeurose des 4. Fingers an, während die ulnare Hälfte an der radialen Ecke der Dorsalaponeurose des 5. Fingers inseriert — 2 Fälle.

Bei einem Präparat ist der Muskelbauch für den 5. Finger distal in zwei Hälften geteilt. Jede Hälfte geht in eine Sehne über. Die ulnare heftet sich an der radialen Ecke der Dorsalaponeurose des 5. Fingers, die radiale an der ulnaren Ecke der Dorsalaponeurose des 4. Fingers.

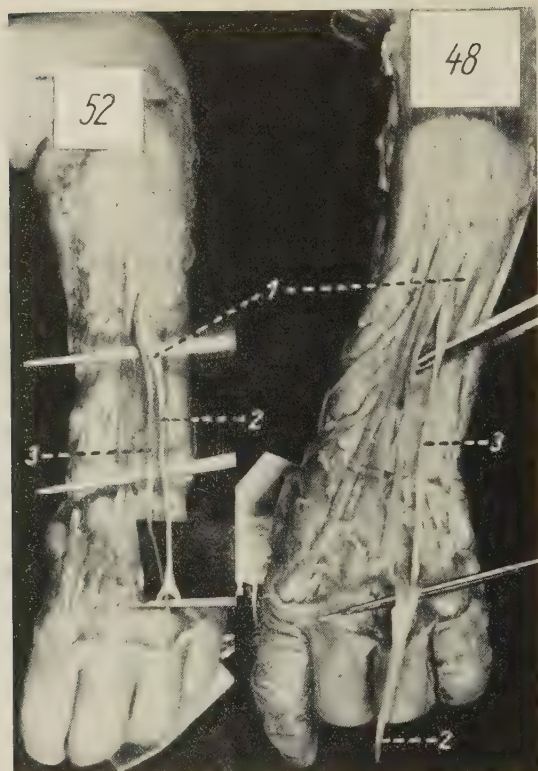


Abb. 6. Obere Extremitäten menschlicher Feten von 29 cm und 34 cm Länge. Muskelbauch (1) und Sehne (2) für den 5. Finger. Zusätzlicher Muskel (3), dessen Sehne volar von dieser des Fingerstreckers gelegen ist und sich an der ulnaren Ecke der Dorsalaponeurose des 4. Fingers ansetzt

Besondere Aufmerksamkeit verdient das letzte Präparat dieser Gruppe (Abb. 7), bei welchem die volar gelegene Sehne des überzähligen Muskelbauches für den 5. Finger sich im 4. Fach des Retinaculum extensorum in zwei gleiche Sehnenschenkel spaltet. Beide Schenkel divergieren distalwärts und liegen unmittelbar auf den mm. interosei dorsales, volar von den Sehnen des M. extensor digitorum für den 4. und 5. Finger und setzten sich an den ulnaren Ecken der Dorsalaponeurosen des 3. bzw. 4. Fingers an.

2. Erwachsener *Macacus rhesus*

Der Fingerstreckler unterscheidet sich bei diesem Primaten in bezug auf Lage und Anfang nicht wesentlich von demselben beim

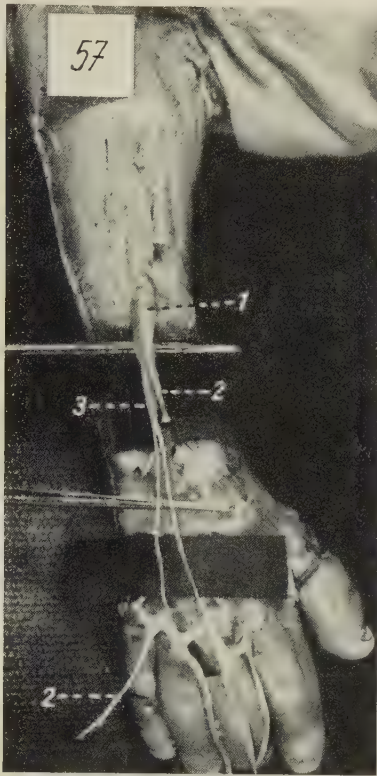


Abb. 7. Rechte obere Extremität eines 25 cm langen menschlichen Fetus. Die Sehnen des Fingerstreckers sind durchgeschnitten und distalwärts umgeklappt; Bauch (1) und Sehne (2) des Fingerstreckers für den 5. Finger. Der volar gelegene zusätzliche Muskel (3), dessen Sehnen zu den ulnaren Ecken der Dorsalaponeurosen des 3. und 4. Fingers ziehen

Menschen. Am Rücken der Mittelhand verbinden sich die Sehnen mittels einer derber bindegewebigen Membran, wodurch eine dreieckige aponeurotische Platte entsteht. Die Richtung der Sehnenbündel kann nur bei starkem, durchfallendem Licht festgestellt werden. Bei der einen Extremität ist die Sehne für den 2. Finger ungespalten, während bei der anderen ein überzähliger Muskelbauch für denselben Finger vorhanden ist. Die Sehne dieses Muskelbauches, die ungefähr $\frac{1}{8}$ der Dicke der Hauptsehne hat, gesellt sich auf der Mittelhand der Sehne für den 3. Finger zu.

Die Sehne für den 3. Finger ist bei der rechten Extremität nur auf der Mittelhand gespalten und gehört zur Gruppe A. Von der Sehne für denselben Finger der linken Extremität spaltet sich $\frac{1}{5}$

ihres Faserbestandes in der Höhe der Handwurzel ab und bildet einen Sehnenschenkel, der sich weiter der Sehne für den 4. Finger beifügt.

Die Sehne für den 4. Finger an der rechten Extremität ist ungespalten, während dieselbe Sehne an der linken Extremität sich ungefähr auf der Mitte der Mittelhand in zwei Hälften teilt; die radiale Hälfte vereinigt sich beim Köpfchen des 3. Mittelhandknochens mit der Sehne für den 3. Finger. Für den 4. Finger bleibt nur die ulnare Hälfte der Sehne.

Von der Sehne für den 5. Finger der rechten Extremität spaltet sich gleich an ihrem Anfang $\frac{1}{5}$ des Faserbestandes ab, das als ein Sehnenschenkel sich in der Mitte der Mittelhand der Sehne für den 4. Finger beifügt.

3. Vordere Extremitäten von erwachsenen Hauskatzen

In bezug auf Lage und Ursprung unterscheidet sich der Fingerstrecker der Hauskatze von demselben Muskel der anderen Säuger nicht wesentlich. Von den in der Mitte des Vorderarmes sich ausbildenden 4 Muskelbäuchen des Fingerstreckers reicht der Muskelbauch für den 2. Finger am meisten distalwärts, während dieser für den 3. Finger am kürzesten ist und die Bäuche für die anderen Finger ungefähr die Hälfte der Länge des Bauches für den 2. Finger haben. Alle Sehnen des Fingerstreckers gehen durch das 3. Fach des retinaculum extensorum und verbinden sich auf dem Rücken der Mittelhand nicht untereinander mittels connexus intertendinei, sondern lassen sich leicht voneinander absondern. Nur die Sehnen für den 4. und 5. Finger sind auf dem Rücken der Handwurzel mittels dickeren, queren Bindegewebefasern ziemlich fest verbunden (Abb. 8).

Der Bauch und die Sehne für den 2. Finger gehören in 98% von den Präparaten zum 1. Typus. Die anderen 2% sind dem 2. Typus, Gruppe B, zuzurechnen, während der 3. Typus überhaupt nicht vertreten ist.

Die Bäuche und die Sehnen für den 3. und den 4. Finger sind immer vom 1. Typus (mit anderen Worten ungespalten).

Der Bauch und die Sehne für den 5. Finger gehören in 98% der Fälle zum 1. Typus, während die anderen 2% dem 3. Typus, Gruppe B, zuzuteilen sind. Die Sehne des überzähligen Muskel-



Abb. 8. Linke vordere Extremität einer Katze. Der Pfeil zeigt auf die Verbindung der Sehnen des Fingerstreckers für den 4. und 5. Finger

bauches enthält $\frac{1}{3}$ des Faserbestandes der Hauptsehne und gesellt sich der Sehne für den 4. Finger zu, nachdem sie das 3. Fach des Retinaculum extensorum verläßt.

4. Vordere Extremitäten des Hundes

Die Lage und der Ursprung des Fingerstreckers beim Hund unterscheidet sich wenig von diesem bei der Katze. Am Rücken der Mittelhand sind die Sehnen des Muskels mit den dichten queren und schrägen Fasern der sie umhüllenden Fascie verwachsen; letztere läßt sich sehr schwer von den Sehnen abtrennen.

Der Bauch und die Sehne für den 2. Finger sind gut ausgebildet. Zum 1. Typus gehören 92% der Fälle. Dem 2. Typus sind 6% der Extremitäten zuzuordnen, die der Gruppe C an-

gehören und bei welchen die Sehnenschenkel auf der Mitte der Mittelhand abgespaltet werden. Die übrigen 2% der Präparate gehören zum 3. Typus, Gruppe A. Die Sehne des überzähligen abgespaltenen Muskels besitzt $\frac{1}{6}$ des Faserbestandes der Hauptsehne und vereinigt sich im distalen Drittel des Vorderarmes mit der letzteren.

Der Bauch und die Sehne für den 3. Finger gehören zum 1. Typus auch in 92% der Extremitäten. Dem 2. Typus sind die anderen 8% der Präparate zuzurechnen. 4% der letzteren sind von der Gruppe A und die übrigen 4% von der Gruppe C. Die abgespaltenen Schenkel sind außerordentlich dünn (ungefähr $\frac{1}{25}$ bis $\frac{1}{50}$ des Faserbestandes der Hauptsehne). Es sind keine Präparate vom 3. Typus vorhanden.

Der Bauch und die Sehne für den 4. Finger sind gut differenziert. 96% von den Extremitäten sind vom 1. Typus, während die anderen 4% zum 2. Typus gehören. Bei den 2% von letzteren spaltet sich ungefähr $\frac{1}{8}$ der Sehnenbündel am Anfang der Sehne, und der so entstandene dünne radiale Sehnenschenkel fügt sich der Sehne für den 3. Finger auf der Handwurzel bei. Die anderen 2% der Präparate sind von der Gruppe C.

Der Bauch und die Sehne für den 5. Finger sind gut ausgebildet. 98% der Präparate sind vom 1. Typus, während zum 2. Typus kein einziges Präparat gehört. Die letzten 2% sind vom 3. Typus, Gruppe B, nämlich nur ein Präparat. Bei dieser Extremität, außer dem bestehenden überzähligen Muskel, spaltet sich $\frac{1}{4}$ von den Fasern der Hauptsehne ab und bildet einen Zusatzschenkel, welcher sich mit der Sehne für den 4. Finger im distalen Ende des Vorderarmes vereinigt.

5. Vordere Extremitäten des Kaninchens

Die vier gut ausgebildeten Sehnen des Fingerstreckers beim Kaninchen sind im proximalen Drittel der Mittelhand von derbem, milchweiß aussehendem Bindegewebe umfaßt und fest zusammengepackt. Aus diesem Bindegewebe entstammen sehnenartige überzählige Faserzüge, die distalwärts volar und ulnar von den entsprechenden Sehnen des Fingerstreckers liegen, gut ausgebildet sind und sich an der Basis der proximalen Phalangen des 3., 4. und 5. Fingers ansetzen. Durch die Beobachtung mit der Lupe stellt man fest, daß diese überzähligen Sehnenstreifen kein einziges Sehnen-

bündel der entsprechenden Sehne des Fingerstreckers enthalten und also keine Schenkel dieser Sehnen darstellen.

Der bis zur Mitte des Vorderarmes reichende, tiefer gelegene und von den anderen Teilen des Fingerstreckers bedeckte Muskelbauch für den 2. Finger wie auch seine Sehne sind gut differenziert. Zum 1. Typus gehören 86% der Präparate. Der 2. Typus ist durch 12% (6 Präparate) vertreten. Eine von diesen Extremitäten gehört zur Gruppe A, während die anderen von der Gruppe C sind. Die Sehnenschenkel trennen sich an verschiedenen Stellen von den Sehnen ab und enthalten ungefähr $\frac{1}{20}$ bis $\frac{1}{4}$ ihrer Fasern. Zum 3. Typus ist nur eine Extremität, d. h. 2% der Präparate zuzurechnen, die von der Gruppe A ist.



Abb. 9. Rechte vordere Extremität eines Kaninchens. Spaltung der Sehne für den 3. Finger (1). Ein Sehnenschenkel (2) zieht zur Sehne des 4. Fingers (3)

Muskelbauch und Sehne für den 3. Finger. Es wurde nur einmal festgestellt, daß die Muskelbäuche und die proximalen Enden der Sehnen für den 2. und 3. Finger fest verwachsen sind. Zum 1. Typus gehören 80% der Präparate. Zum 2. Typus werden 5 Präparate (10%) gerechnet, von welchen 4 zur Gruppe C gehören (Abb. 9). Bei diesen Präparaten spaltet sich der abgetrennte Sehnen-schenkel im distalen Drittel des Vorderarmes wieder. Der sekundäre Schenkel fügt sich den Sehnen zum 4. Finger bei. Außer dieser deutlichen Spaltung des Sehnenschenkels findet man auch eine verdecktere Gabelung, bei welcher die gespaltenen kurzen Teile sich in das milchweiße, die Sehnen des Fingerstreckers umfassende Bindegewebe erstrecken (Abb. 10). Zur Gruppe A gehören nur 2% der

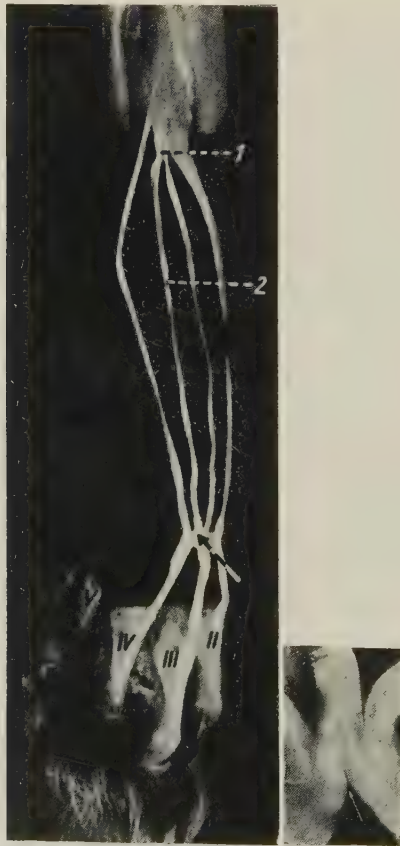


Abb. 10. Rechte vordere Extremität eines Kaninchens. Die Sehne des Fingerstreckers für den 3. Finger (1) ist gespalten. Der Pfeil zeigt auf die verdeckte Gabelung des ulnaren Sehnenschenkels (2) s. auch die kleine Photographie

Präparate. Die letzten 10% der Extremitäten sind zum 3. Typus zuzurechnen. Dabei sind 6% von der Gruppe A, während die übrigen zur Gruppe C gehören.

Der Muskelbauch und die Sehne für den 4. Finger sind immer gut ausgebildet. Zum 1. Typus gehören 72% der Fälle, während zum 2. Typus 24% der Präparate gerechnet werden können. Nur 2% der Präparate sind von der Gruppe A. Die übrigen Präparate sind der Gruppe B zuzuordnen; die meisten von ihnen besitzen nur einen Sehnenschenkel, der manchmal so kurz ist, daß die Sehnen für den 3. und 4. Finger wie untereinander verwachsen aussehen. Bei solchen Fällen kann nur eine sehr auffmerksame Beobachtung vermittels einer Lupe einen kurzen Sehnensstreifen aufdecken, der oft die Hälfte des Faserbestandes der Sehne enthält und von der Sehne für den 4. Finger zu dieser für den 3. Finger geht. Verhältnismäßig haben wir sehr selten solche Fälle gesehen, bei welchen der abgespaltene Sehnenschenkel nur einen Teil seiner Faserbündel zur Sehne für den 3. Finger entsendet. Dem 3. Typus können nur 2 Präparate zugeteilt werden, die zur Gruppe B gehören. Von der Sehne des zusätzlichen Muskelbauches, die ungefähr die Hälfte des Faserbestandes der Hauptsehne für den 4. Finger erreicht, spaltet sich ein Faserstreifen ab, der sich der Sehne für den 3. Finger an der Basis der Mittelhand beifügt.

Der Muskelbauch und die Sehne für den 5. Finger gehören in allen Fällen dem 1. Typus an.

6. Vordere Extremitäten der erwachsenen weißen Ratten

Der Muskelbauch und die Sehne für den 2. Finger gehören in allen Fällen zum 1. Typus.

Der Muskelbauch und die Sehne für den 3. Finger gehören in 98% der Fälle zum 1. Typus, während die übrigen 2% der Präparate dem 2. Typus, Gruppe A, zuzuteilen sind.

Der Muskelbauch und die Sehne für den 4. Finger gehören bei 98% der Fälle zum 1. Typus, während nur ein Präparat (2%) von dem 2. Typus, Gruppe B, ist. Bei diesem Präparat teilt sich im distalen Drittel des Vorderarmes der vom Anfang der Hauptsehne für den 4. Finger abgespaltene Sehnenschenkel. Die eine Hälfte fügt sich ungefähr an der Mitte der Mittelhand der Hauptsehne für den 4. Finger bei, während sich die volar von derselben Sehne gelegene andere Hälfte selbständig am ulnaren Rande des 3. Fingers

ansetzt. Gleichzeitig fehlt der zusätzliche Muskelteil, der beim Muskelbauch und der Sehne für den 5. Finger Erwähnung finden wird.

Der Muskelbauch und die Sehne für den 5. Finger sind immer gut ausgebildet. Zum 1. Typus gehören nur 2% der Präparate, bei welchen der zusätzliche Muskelbauch und seine Sehne für den ulnaren Rand des 3. Fingers fehlt. Zum 2. Typus ist ein Präparat, d. h. 2% der Fälle zu rechnen, das zur Gruppe B gehört. Bei ihm spaltet sich gegen die Basis der Mittelhand von der Sehne des 5. Fingers ein dünner Sehnenschenkel ab, der am ulnaren Rande des 3. Fingers ansetzt. Die meisten Präparate (96%) gehören zum 3. Typus. Bei ihnen existiert ein zusätzlicher Muskelbauch, der, volar von jenem des 5. Fingers gelegen, teilweise mit ihm verwachsen ist, und seine Sehne, die immer durch ein gemeinsames Fach mit den Sehnen des Fingerstreckers hindurchtritt, zieht volar von der Sehne für den 4. Finger und setzt sich am ulnaren Rand des 3. Fingers an. Dreimal haben wir solche Präparate festgestellt, bei welchen sich an verschiedene Stellen des Vorderarmes und der Mittelhand von der Sehne des 5. Fingers je 2 außerordentlich dünne Sehnenschenkel abspalten, die sich distalwärts mit der volar gelegenen Sehne für den 3. Finger des überzähligen Muskelbauches zugesellen. In zwei anderen Fällen haben wir beobachtet, daß sich vom Anfang der volar gelegenen Sehne für den 3. Finger feine Sehnenschenkel (1 oder 2) abspalten, die sich der Sehne für den 5. Finger beifügen.

Besprechung der Befunde

Der aus dem m. humerodorsalis der niedrigeren Wirbeltiere hervorgegangene Fingerstrecker, m. extensor digitorum, besitzt bei manchen von den niedrigen Säugern (Platypus, nach Howell) eine einzige, auf dem Rücken der Hand verbreitete Sehne, aus welcher sich Sehnenstreifen für die einzelnen Finger heraus absondern. Bei den anderen Säugern ist der Muskelkörper in Muskelbäuchen geteilt, aus welchen Sehnen für jeden von den ulnaren 4 Fingern herauskommen. Bei einer großen Anzahl von niedrigeren Säugerarten sendet der Muskel auch eine Sehne zum Daumen. Eine solche Sehne wird verhältnismäßig sehr selten beim Menschen festgestellt und kommt dann aber sehr oft aus einem gut ausgebildeten Muskelbauch heraus. Bei unseren Untersuchungen haben wir ihn beim erwachsenen Menschen in 0,5% der Fälle und bei den menschlichen

Embryonen und Feten in 3% der Fälle gefunden, während er bei den von uns untersuchten Säugern in keinem einzigen Fall festgestellt wurde.

Diese Tatsachen finden zur Zeit keine genügende Aufklärung. Jedenfalls muß man der Meinung Straus' beipflichten, daß es sehr wenig wahrscheinlich sei, diese Muskelvarietäten als atawistische Reste von den niedrigsten Säugern zu betrachten.

Interessant ist auch die Frage nach dem überzähligen Muskel, dem wir beim Muskelbauch für den 5. Finger bei den Ratten begegnet sind, dessen Sehne an dem ulnaren Rande des 3. Fingers ansetzt. Unserer Meinung nach ist dieser überzählige Muskel von dem m. extensor digitorum abgespalten und gehört morphologisch zu ihm. Wir stützen diese Meinung auf folgende Tatsachen: 1. Innige Verwachsung des Muskelbauches des überzähligen Muskels mit diesem des m. extensor digitorum für den 5. Finger. 2. Die Sehne des überzähligen Muskels liegt immer in einem gemeinsamen Fach mit den Sehnen des m. extensor digitorum. 3. Die Sehne des überzähligen Muskels und diese des m. extensor digitorum für den 5. Finger tauschen manchmal 1 oder 2 Sehnenschenkel aus. Unsere Untersuchungsergebnisse bestätigen die Feststellung Bolks, daß bei manchen Nagern der Fingerstrecke eine Spaltungsneigung zeigt.

Unserer Meinung nach zeigen die tiefere Lage dieses überzähligen Muskels und die Richtung seiner Sehne (von ulnar nach radial zu seinem Ansatz), daß er funktionell zum lateralen Fingerstrecke, m. extensor digitorum lateralis, gehört, der bei den Ratten nur den 4. und 5. Finger versorgt.

Besonderes Interesse verdient auch der von uns auch beim erwachsenen Menschen gefundene Muskel, der bei den Feten hauptsächlich beim 3. Typus, Gruppe B, beschrieben ist. Seine volar von den anderen Sehnen des Fingerstreckers gelegene Sehne setzt sich an der ulnaren Ecke der Dorsalaponeurose des 4. Fingers und außerordentlich selten (einmal in unserem Material) an derselben Ecke der Dorsalaponeurose des 3. und 4. Fingers an (Abb. 5, 6, 7). Da wir keine genügende Anzahl von Beobachtungen an oberen Extremitäten von Affen über die Morphologie der zum 4. und 5. Finger gehenden Bestandteile des Fingerstreckers haben, ist es zur Zeit noch nicht möglich, eine sichere Stellungnahme zu dieser Muskelvarietät auszusprechen.

Aus den Literaturangaben geht hervor, daß auch bei den Affen die Sehne für den 5. Finger manchmal gespalten ist. Es fehlen aber

die Details, die uns erlauben würden, diese Tatsachen mit den von uns beim Menschen gefundenen Varietäten zu vergleichen. Deswegen bleibt die Frage vorläufig noch offen.

Tabelle 1

Spaltung der Sehnen bei	Typus	2. Finger	3. Finger	4. Finger	5. Finger
Katzen	1.	92 %	100 %	100 %	98 %
	2.	2 %	—	—	—
	3.	—	—	—	2 %
Hunden	1.	92 %	92 %	96 %	98 %
	2.	6 %	8 %	4 %	—
	3.	2 %	—	—	2 %
Kaninchen	1.	86 %	80 %	72 %	100 %
	2.	12 %	10 %	24 %	—
	3.	2 %	10 %	4 %	—
Ratten	1.	98 %	98 %	98 %	2 %
	2.	2 %	2 %	2 %	2 %
	3.	—	—	—	96 %

Unsere Untersuchungsergebnisse bei den niedrigeren Säugern zeigen, daß die Muskelbäuche und die Sehnen des Fingerstreckers gut ausgebildet und nur in bestimmten Prozentsätzen der Fälle verschieden weit gespalten sind (Tabelle 1). Die abgespaltenen Teile gehen zu den benachbarten Fingern oder zu ihren Sehnen. Die Häufigkeit der Sehnenspalnung kann bei einigen der untersuchten Säuger einen ziemlich großen Wert erreichen, z. B. bis 28% für die Sehne für den 4. Finger beim Kaninchen. Daraus geht hervor, daß auch bei den niedrigeren Säugern der Fingerstrecker einer Umwandlung unterworfen ist, die, selbstverständlich, der funktionellen Eigentümlichkeiten der Extremität bei dem betreffenden Tier entspricht.

Alle Befunde bei unserem Material zeigen, daß gleichzeitig mit dem gut bekannten Prozeß der Ausbildung und Differenzierung der Bäuche und Sehnen des Fingerstreckers sich auch noch andere interessante Veränderungen vollziehen, die ein Resultat der Erlangung einer größeren Selbständigkeit der Finger bei der Handtätigkeit des Menschen sind. Unserer Ansicht nach berühren die wesentlichen morphologischen Umwandlungen hauptsächlich die ulnare Hälfte des Fingerstreckers. Sie bestehen darin, daß sich auf

der Mittelhand die Sehne für den 5. Finger gewöhnlich radialwärts neben oder sogar volar von der Sehne für den 4. Finger verschiebt. Die ulnaren Sehnen sind unstabil und sehr oft gespalten. Das sieht man besonders überzeugend in der Tabelle 2. Die Sehne für den

Tabelle 2

Spaltung der Sehnen bei	Typus	2. Finger	3. Finger	4. Finger	5. Finger
erwachsenen Menschen	1.	96 %	71 %	47,5 %	6,5 %
	2.	2 %	24,5 %	49,5 %	79,5 %
	3.	2 %	4,5 %	3 %	8 %
	die Sehne fehlt	—	—	—	6 %
menschlichen Embryonen und Feten	1.	96 %	83 %	56 %	13 %
	2.	1 %	15 %	36 %	73 %
	3.	3 %	2 %	8 %	9 %
	die Sehne fehlt	—	—	—	5 %

2. Finger ist sowie beim erwachsenen Menschen als auch bei den menschlichen Feten, am seltensten gespalten - nur in 4% (1. und 2. Typus) der Fälle. Wenn wir die Spaltung der anderen, weiter ulnarwärts gelegenen Sehnen verfolgen, werden wir feststellen, daß die wachsende Häufigkeit der Spaltung der Sehnen bei dem 5. Finger schon einen Wert von 87% (1. und 2. Typus) bei den Erwachsenen und von 82% bei den Feten erreicht. Dabei ist zu bemerken, daß die abgespaltenen Sehnenschenkel verhältnismäßig sehr selten einen gut ausgebildeten Muskelbauch haben, was aus den Prozentsätzen des Vorkommens des 3. Typus ersichtlich ist (Tabelle 2). Dieser Typus kommt auch am häufigsten beim 5. Finger - 8% bzw. 9% bei den Feten - vor.

Die Befunde bei den ulnaren Sehnen des Fingerstreckers beim Menschen komplizieren sich noch dadurch, daß sich die von den Sehnen abgespaltenen Sehnenschenkel mit den benachbarten (am häufigsten radialwärts gelegenen) Sehnen an verschiedenen Stellen der Mittelhand vereinigen. Unsere Beobachtungen zeigen dabei, daß dieses Verhalten hauptsächlich den Sehnen für den 4. und den 5. Finger eigen ist. Tabelle 3 zeigt, daß beim erwachsenen Menschen der von der Sehne des 2. Fingers abgespaltenen Sehnenschenkel nur in 0,5% der Fälle zum Daumen geht (Gruppe B des 2. und 3. Typus),

während sich dieser von der Sehne für den Mittelfinger in 1% mit der Sehne für den Zeigefinger vereinigt. Öfters begegnet man diesem Verhalten bei der Sehne für den 4. Finger, die einen Sehnenschenkel zur Sehne des Mittelfingers in 31% der Fälle abgibt (Gruppe B und D des 2. und 3. Typus) und noch viel häufiger bei der Sehne des Kleinfingers -- in 83% der Fälle. Diese Spaltung der Sehne für den 5. Finger ist gewöhnlich durch derbe, mit den Teilen der Sehne verwachsenen, quer verlaufenden bindegewebigen Fasern verborgen und verleiht so der Sehne die Gestalt einer dreieckigen Aponeurose, aus deren radialen Ecke $\frac{1}{10}$ bis $\frac{9}{10}$ ihrer Fasern in die Sehne für den 4. Finger übergehen. Unserer Meinung nach stellen diese Formen zahlreiche Übergänge dar, die den Gang eines Prozesses zeigen, bei welchem die radiale Verschiebung der Sehne für den 5. Finger und der gleichzeitige partiale Übergang ihrer Fasern in die Sehne

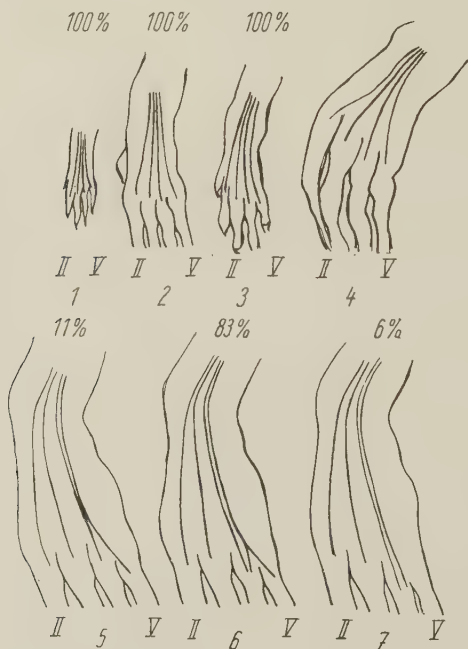


Abb. 11. Schemata der Ausbildung der Sehne des Fingerstreckers für den 5. Finger, und zwar: beim Kaninchen (1), beim Hund (2), bei der Katze (3), beim *Macacus rhesus* (4) und beim Menschen (5, 6 und 7).

In 1, 2, 3 und 4 ist die regelmäßige Divergierung der Sehnen des Fingerstreckers und in 5, 6 und 7 die radiale Verschiebung der Sehne für den 5. Finger zu sehen. In den letzten Schemata bemerkt man auch den partialen Übergang der Fasern dieser Sehne in die Sehne für den 4. Finger (6) und den völligen Mangel der Sehne für den 5. Finger (7), d. h. die vollständige Beendigung ihrer Reduktion.

des 4. Fingers, den 5. Finger von der funktionellen Einwirkung des Fingerstreckers befreien (Abb. 11).

Dieser Prozeß der Reduktion der Sehne für den 5. Finger ist bei unserem Material in 6% der Fälle vollständig beendet, bei denen der Fingerstrecker keine Sehne für diesen Finger entsendet. Dann enthält der connexus intertendineus zwischen den Sehnen für den 4. und 5. Finger keine Sehnenfasern der Sehne für den 5. Finger, sondern nur Bindegewebefasern, die als Reste der Zwischensehnenaponeurose der niedrigeren Primaten zu betrachten sind (Abb. 11).

Da unsere Beobachtungen an Affen ungenügend sind und in der zugänglichen Literatur ausführliche Beschreibungen von Befunden bei diesen Tieren fehlen, können wir jetzt die Feststellungen beim Menschen mit denen bei den anderen Primaten nicht vergleichen. Die große Anzahl der Übergangsformen beim Menschen (83% der Fälle) aber gibt uns einen Grund anzunehmen, daß die Veränderungen bei ihm stärker und noch gar nicht vollendet sind.

Derselbe Prozeß, aber schwächer ausgeprägt und ohne Verschiebung der Sehne, ist auch bei der Sehne für den 4. Finger im Gange. Wir stellen aber in keinem einzigen Fall das völlige Fehlen der Sehne für den 4. Finger fest.

Aus der Tabelle 3 ist auch zu ersehen, daß die von den Sehnen des Fingerstreckers abgespaltenen Sehnenschenkel viel seltener zur Sehne des benachbarten ulnaren Fingers gehen (Gruppe C des 1. und

Tabelle 3

Manche Sehnenschenkel der Sehnen des Fingerstreckers gehen zu dem benachbarten Finger

	2. Finger					3. Finger				
	Typen in %	Gruppen in %				Typen in %	Gruppen in %			
		A	B	C	D		A	B	C	D
Bei erwachsenen Menschen	II	2	—	—	—	II	23	0,5	1	—
	2					24,5				
	III	1,5	0,5	—	—	III	4	0,5	—	—
	2					4,5				
Bei menschlichen Embryonen und Feten	II	—	—	1	—	II	13	—	2	—
	1					15				
	III	—	3	—	—	III	2	—	—	—
	3					2				

Tabelle 3 (Fortsetzung)

	4. Finger					5. Finger				
	Typen in %	Gruppen in %				Typen in %	Gruppen in %			
		A	B	C	D		A	B	C	D
Bei erwachsenen Menschen	II	12,5	22,5	8,5	6	II	3,5	76	—	—
	49,5					79,5				
	III	0,5	2,5	—	—	III	1	7	—	—
	3					8				
Bei menschlichen Embryonen und Feten	II	5	22	6	3	II	3	70	—	—
	36					73				
	III	5	3	—	—	III	—	9	—	—
	8					9				

2. Typus). So haben wir in keinem einzigen Fall beobachtet, daß ein Sehnenchenkel von der Sehne für den 2. zur Sehne für den 3. Finger geht, während wir in 1% der Fälle festgestellt haben, daß ein Schenkel von der Sehne für den 3. Finger sich mit der für den 4. Finger vereinigt. Am häufigsten findet man, daß ein Sehnenchenkel von der Sehne des 4. Fingers zum 5. Finger zieht (8,5%). In diesen Fällen fehlt aber meistens eine selbständige Sehne für den 5. Finger des Fingerstreckers. Ähnliche Befunde haben wir auch bei den menschlichen Feten festgestellt (s. Tabelle 3).

Schlußfolgerungen und Ergebnisse

Unsere Untersuchungen über den Fingerstrecker, m. extensor digitorum, bei 100 Extremitäten von menschlichen Embryonen und Feten und bei 200 vorderen Extremitäten von Hunden, Katzen, Kaninchen und weißen Ratten haben gezeigt, daß die Spaltung der Bäuche des Muskels und ihrer Sehnen bei dem niedrigeren Säuger verhältnismäßig seltener als bei den menschlichen Feten ist. Der Muskel bei den Feten ab 3,5 Monate unterscheidet sich in bezug auf Form und Aufbau nicht wesentlich von dem des erwachsenen Menschen, während bei den Feten jüngeren Alters die Sehnen weniger gespalten sind.

Auf Grund der Untersuchungsbefunde nehmen wir an, daß beim Menschen, außer den bis jetzt bekannten Erscheinungen einer Differenzierung der Sehnen und Muskelbäuche des Fingerstreckers, auch andere morphologische Veränderungen seiner einzelnen Teile im Gange sind, nämlich:

1. Die Sehne für den 5. Finger ist in Verschiebung nach radial bis zur Verschmelzung mit derjenigen für den 4. Finger begriffen.

2. Die Sehnen des Fingerstreckers verlieren ihre Einheit und sind sehr oft gespalten. Am stabilsten ist die Sehne für den 2. Finger, die nur in 4% der Fälle sowohl bei den menschlichen Feten wie auch bei erwachsenen Menschen gespalten ist. Die Sehne für den 3. Finger ist bei den Feten in 17% der Fälle gespalten, während bei den erwachsenen Menschen dies in 29% der Fall ist. Noch unstabiler ist die Sehne für den 4. Finger, die bei den Feten in 44% und bei den Erwachsenen in 52,5% der Fälle gespalten ist. Am unstabilsten ist die Sehne für den 5. Finger, die bei den Feten in 82% und bei den Erwachsenen in 87,5% der Fälle eine Spaltung aufweist.

3. Die von den Sehnen abgespaltenen Sehnenschenkel gehen meist zu den Sehnen der benachbarten radialen Finger, um sich mit diesen zu vereinigen. Unserer Meinung nach ist diese Erscheinung als ein Ausdruck der allmählichen Reduktion der Sehnen für den mehr ulnar gelegenen Finger zu betrachten. Beim Menschen ist dieser Prozeß am stärksten bei der Sehne für den 5. Finger fortgeschritten. In 6% der Fälle sind der Muskelbauch und seine Sehne für den 5. Finger mit diesen für den 4. Finger verschmolzen. In diesen Fällen besitzt der Fingerstreckler keinen Muskelbauch und keine Sehne für den 5. Finger. Zum Beweis unserer Behauptung dient die große Anzahl von Übergangsformen (83% der Fälle).

4. Das morphologische Bild im Gebiet der Muskelbäuche und der Sehnen für den 4. und 5. Finger wird noch mehr dadurch kompliziert, daß außer den gespaltenen nebeneinander in einer Ebene liegenden Sehnenschenkeln hier auch ein mehr oder weniger bedeckter zusätzlicher Muskel aufgefunden wird, dessen Sehne auch durch das 4. Fach des retinaculum extensorum hindurchtritt, aber volar von den Sehnen des Fingerstreckers gelegen ist und sich am häufigsten an der Dorsalaponeurose des 4. Fingers, seltener an dieser des 5. Fingers und außerordentlich selten des 3. Fingers ansetzt. Beim erwachsenen Menschen und bei den menschlichen Feten findet sich diese Varietät ungefähr in 7% der Fälle.

Schrifttum

Baum-Zietzschmann: Anatomie des Hundes. Paul Parey Verlag, Berlin 1936.

Bolkl u. a.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Urban-Schwarzenberg Verlag, Berlin-Wien, 5 (1938).

- Bronn, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 4, 5. Abt. Säugtiere. Wintersche Verlagshandlung, Leipzig I (1874—1900).
- Le Double: Traité des variations du système musculaire de l'homme de leur signification au point de vue de l'antropologie zoologique, tome II, Schleicher Frères, éditeurs, Paris 1897.
- Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Springer Verlag, Berlin 1943.
- Fick, R.: Beobachtungen an den Muskeln einiger Schimpansen. Ztschr. Anat. Entw.-Gesch., 125 (1925).
- Frohse-Fränkell: Die Muskeln des Menschenarmes. Jena, Verlag von Gustav Fischer (1908) 176.
- Howell, B. A.: The musculature of antebrachium and manus in the Platytypus. American journal of anatomy, 5 (1936) 59.
- Keibel-Mall: Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, I. Bd. Leipzig 1910, 495.
- Klimoff, B. F.: Anatomia domaschnich jivotnich, Tom I, Gosudarstvenoe izdatelstwo sel'skohozjaistwenoi literaturi, Moskwa 1950.
- Kaneff, A.: Beitrag zur Morphologie der Sehnen und Muskelbäuche des Fingerstreckers, m. extensor digitorum, beim Menschen (bulgarisch). Zeitschrift „Chirurgia“, 8 (1958) 746.
- Kovács, Joz.: Die Skelettmuskeln der Katze (*Felis domestica* Briss). Anat. Inst. der kgl. Ung. tierärztlichen Hochschule in Budapest. Auszug aus der Inauguraldissertation, Budapest, „Patria“. Irodalmi vállalat és nyomdai részvénytárság (1933).
- Martin, Paul: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Von Schiskhardt & Ebner Verlag, Stuttgart, 4 (1923).
- Pira, A.: Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch, 47 (1913).
- Sommer, A.: Das Muskelsystem des Gorilla. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 24 (1907).
- Sonntag, Ch. F. M. D.: The morphology and evolution of the apes and man, John Bale, sohn & Danielson, London 1924.
- Straus, W. L.: The filogeny of the human forearm extensor. Hum. biol., 44 (1941).

Dr. Aristotel Kaneff,
Sofia (Bulgarien),
Anatom. Institut,
Ul. „Georgi Sofiiski“ 1.

Institut d'anatomie humaine de l'academie de médecine Sofia
(Directeur: Prof. Dr. D. Kadanoff)

Recherche sur le muscle extenseur commun des doigts, m. extensor digitorum, chez l'homme du point de vue d'anatomie comparée

par

Aristotel Kaneff, assistant,

(Résumé)

En étudiant la littérature, qui lui a été accessible, l'auteur établit, que l'extenseur commun des doigts chez l'homme subit des changements dans son évolution. Ses faisceaux charnus et les tendons pour les doigts correspondants diffèrent l'un de l'autre dans la direction distale et proximale et la lame fibreuse qui existe chez les primates inférieurs sur la face dorsale de la main disparaît peu à peu. Il n'en reste que des languettes fibreuses, à direction transversale ou oblique (connexus intertendinei).

En se basant sur le fait, que les variations musculaires représentent des étapes de l'évolution des muscles (Le Double) et ayant en vue le grand nombre de tendons de ce muscle que l'auteur a déjà eu l'occasion de publier, il s'est posé la tâche d'étudier dans cet ouvrage la morphologie des tendons et des faisceaux charnus pour chacun des doigts de ce muscle chez des foetus humains et chez quelques mammifères inférieurs à cinq doigts pour établir si ce muscle ne subit pas d'autres changements importants.

Dans ce but l'auteur a disséqué 100 membres supérieurs de foetus humains et 50 membres antérieurs de chacun des animaux suivants: chats, chiens, lapins et rats.

Les résultats de la recherche montrent, que les tendons de l'extenseur commun des doigts chez l'homme (spécialement les tendons du 4^{ème} et du 5^{ème} doigt) sont souvent fendus et en même temps quelques tendons surnuméraires se portent sur le tendon du doigt voisin radial. Parfois les tendons surnuméraires ont aussi des faisceaux charnus. On rencontre plus rarement de pareilles variations chez les mammifères inférieurs disséqués.

Selon l'opinion de l'auteur, les résultats obtenus, complétés par les données de la littérature montrent, que l'extenseur des doigts subit de graves changements exceptionnels à part de ceux, connus jusqu'à présent:

1. Le tendon du V^{ème} doigt de l'extenseur commun des doigts se déplace en total radialement sur le dos de la main et se rapproche presque sur toute sa longueur du tendon du IV^{ème} doigt.

2. Le tendon du V^{ème} doigt subit une réduction: très rarement toutes les bandelettes du tendon (dans notre matériel dans 6.5 % des cas pour l'homme adulte et dans 13 % des cas pour les foetus humains) se dirigent vers le V^{ème}

doigt. Pendant le procès de sa réduction ce tendon se joint totalement au tendon du IV^{ème} doigt et toutes ses bandelettes se dirigent vers le IV^{ème} doigt, c'est à dire qu'il n'existe pas de tendon pour le V^{ème} doigt.

Selon l'auteur, la plupart des cas représentent des formes transitoires, où une partie des bandelettes du tendon du V^{ème} doigt se séparent et se dirigent vers le IV^{ème}. Ces cas sont 83 % des cas chez les adultes et 79 % des cas chez les fœtus. Ses formes transitoires prouvent l'existence de ce procès.

De cette façon le déplacement radial du tendon du petit doigt et son adjonction partielle ou totale au tendon du IV^{ème} doigt émancipe plus ou moins le V^{ème} doigt de la fonction extensive du muscle extenseur commun des doigts.

Un procès pareil se manifeste aussi avec le tendon du IV^{ème} doigt mais dans une dimension plus bornée. Chez ce tendon on n'observe ni un déplacement radial, ni son défaut total.

Outre les tendons supplémentaires cités plus haut, qui se trouvent l'un à côté de l'autre (dans un plan), l'auteur a constaté dans 7 % des cas à peu près, un autre muscle supplémentaire. Le faisceau charnu de ce muscle adhère ordinairement au faisceau charnu pour le V^{ème} doigt de l'extenseur commun des doigts et son tendon est placé en avant de ses tendons en s'insérant habituellement au coin médial de l'aponeurose extensive du IV^{ème} doigt. L'auteur n'a pas rencontré de cas pareil dans la littérature accessible.

*Aus dem Neurohistologischen Laboratorium
der Heil- und Pflegeanstalt der Stadt Wien „Am Steinhof“
(Leiter: Prim. Dr. H. Gross)*

Neue Erkenntnisse über die Formalgenese der echten Porencephalie¹

Von

H. Groß und E. Kaltenböck^{2,3}

Mit 6 Abbildungen

(Eingegangen am 20. März 1959)

Unter dem weitläufigen Begriff der Porencephalie werden im deutschsprachigen Schrifttum heute allgemein alle während der Intrauterinzeit oder frühkindlich durch Gewebnekrose entstandenen Höhlen oder Spalten des Hirnmantels zusammengefaßt, die durch ein Loch in der Rinde (Porus) nach außen mit dem Subarachnoidealraum und meist auch nach innen mit dem Ventrikel kommunizieren. Hier werden einschränkend nur jene Porencephalien behandelt, die durch begleitende Migrationshemmungen als embryonale oder fetale Entwicklungsstörungen charakterisiert sind. Sie zeichnen sich nach Kundrat durch die radiäre Stellung der bis zum Grund des Defektes reichenden und ihn umgebenden Windungen aus, und wir wollen sie, da sie dem ursprünglichen, von Heschl geprägten Begriff am nächsten kommen, als *echte Porencephalien* bezeichnen. Bezüglich der lange strittig gewesenen Genese der Porencephalie haben Hallervorden und Meyer vor kurzem, die Forschungsergebnisse der letzten Jahrzehnte resümierend festgestellt, daß es sich dabei ungeachtet des Zeitpunktes ihrer Ent-

¹ Nach einer am 31. Juli 1957 anlässlich der 75-Jahr-Feier des Neurologischen Institutes in Wien gehaltenen Mitteilung.

² Mit Unterstützung des Felix-Mandl-Fonds der Stadt Wien.

³ Dem Andenken Prof. Dr. F. Mandls, dem leider zu früh verstorbenen Förderer der wissenschaftlichen Arbeiten in den Wiener städtischen Krankenanstalten, in Dankbarkeit gewidmet.

stehung um typisch exogene Schädigungen nach Kreislaufstörungen, wie sie bei Geburtsschädigungen, Traumen, Infektionskrankheiten usw. vorkommen, handelt. Im anglo-amerikanischen Schrifttum greift man jedoch, angeregt durch die Untersuchungen von Yakovlev und Wadsworth über die „Schizencephalie“, immer mehr auf die Anschauungen der älteren Autoren zurück, die die Porencephalie als primäre Mißbildung auffaßten. Diese so divergierenden Ansichten gaben uns den Anlaß, an Hand eines eigenen, größeren Beobachtungsgutes das Problem der Porencephalie unter dem Gesichtspunkt neuerer morphogenetischer Erkenntnisse zu untersuchen. Die Erfahrungen, die wir an einem sehr großen Material, das insgesamt 546 Gehirne von Idioten, darunter 106 Fälle mit cerebralen Verbildungen umfaßt, sammeln konnten, haben uns gelehrt, daß für die echte Porencephalie formalgenetische Faktoren maßgeblich sind, die bis heute im Schrifttum keine entsprechende Würdigung fanden. (Für die zur Bearbeitung des Fragenkomplexes überlassene Hirnsammlung der Prosektur der Heil- und Pflegeanstalt „Am Steinhof“ sei deren Vorstand, Frau Prim. Dr. B. Uiberak, auch an dieser Stelle herzlich gedankt.)

Eigene Beobachtungen

Unser Material umfaßt insgesamt 15 Fälle von echter Porencephalie mit den oben angeführten, von Kundrat gegebenen Richtlinien. Sie lassen sich in der überwiegenden Mehrheit (13 Fälle) ohne größere Schwierigkeiten auf ein gemeinsames, formalgenetisches Prinzip zurückführen. Hier werden nur 4 Fälle ausführlicher behandelt, die wegen der geringeren Ausdehnung der Defekte und der größeren Übersichtlichkeit zum Studium morphogenetischer Fragen besser geeignet erscheinen. Ein weiterer Fall sei vorangestellt, der zwar keinen eigentlichen Porus aufweist, dafür aber Veränderungen zeigt, die unseres Erachtens als Vorstufe der Porencephalie aufgefaßt werden können.

1. Fall Ch. Ernst (218/1/55): (Der Fall wurde von uns vor allem wegen seiner Ventrikelverbildung [Pseudomonoventrikulie] bereits an anderer Stelle publiziert, ohne daß wir zu diesem Zeitpunkt die sich für die Formalgenese der Porencephalie daraus ergebenden Folgerungen voraussahen.) In der Familie des im Alter von 22 Monaten verstorbenen Knaben ist ein zweimaliges Vorkommen von Atresia ani bemerkenswert. Bei der Geburt bestand eine länger währende Asphyxie, später traten Krampfanfälle auf. Vom klinischen Befund sei eine hochgradige Atrophie, Mikrokranie, spastische Paresen, Pupillenstörungen und eine tiefstehende Idiotie hervorgehoben. Hirnsektionsbefund: Das mikrencephale Gehirn (Gewicht 670 g) von annähernd kugelig Gestalt zeigt eine Reihe schwerer, embryonaler Entwicklungsstörungen, und zwar eine Hypoplasie des Balkens mit Balken-

längsbündeln bei fehlendem splenialem Abschluß, eine Agenesie der rostralen Kommissur und der Riechlappen. Die Blätter des Septum pellucidum sind beiderseits mit den zu weit medial gelagerten Caudata und diese wieder mit dem Balken verlötet. Dadurch besteht eine Atresie der Seitenventrikelvorderhörner und der vorderen Abschnitte der Cellae mediae. Die median gelegene Hirnkammer entspricht einem erweiterten Cavum septi pellucidi (Abb. 1a).

Der Bereich von Claustrum, Insel und Operculum zeigt eine eigentümliche Verbildung, die im folgenden kurz als Claustrum-Inseldysmorphie bezeichnet werden soll. Das Rindenband des frontalen Operculum geht nicht

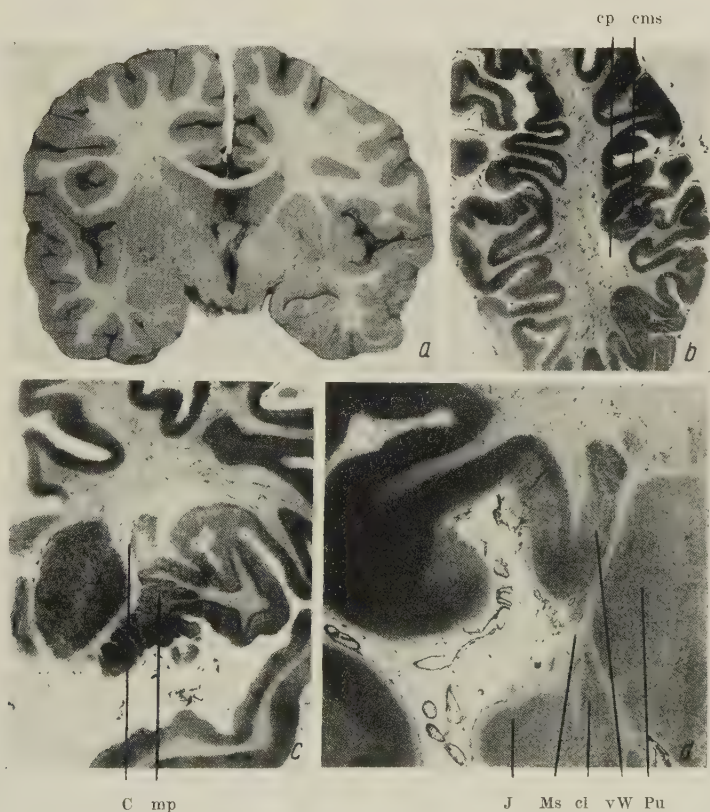


Abb. 1. Fall 1 (218/1/55): a) Frontalscheibe in mittlerer Stammganglienhöhe; Pseudo-monohydrocephalie, bedingt durch Verlötung des Caudatum mit dem Balken und einem Blatt des Septum pellucidum; Claustrum-Inseldysmorphie links. b) Frontalschnitt durch das Hinterhorn des Seitenventrikels (cp); Kresylviolett. Bandförmige Dysgyrien, die mit subependymären Heterotopien in Verbindung stehen (cms). c) Frontalschnitt in vorderer Stammganglienhöhe; Kresylviolett. Inselpol durch Mikrogyrien ersetzt (mp); kleine malazische Zyste bei c. d) Frontalschnitt in mittlerer Stammganglienhöhe; Kresylviolett. Claustrum-Inseldysmorphie mit zellfreiem Molekularsaum (Ms), versenktem Windungszug (vW), dorsal verkürztem Claustrum (cl); Inselrinde bei i, Putamen bei Pu.

wie gewöhnlich in das der Insel über, sondern biegt nach dorsal um und bildet einen dysmorphen „versenkten“ Windungszug, der parallel zum lateralen Putamenrand liegt und fast bis an das Caudatum reicht. Die Inselrinde ist von diesem Windungszug durch einen rostral immer breiter werdenden, ganglienzellfreien Molekularsaum getrennt und steht stellenweise mit dem dorsal stark verkürzten Claustrum durch eine breite Ganglienzellbrücke in Verbindung. Knapp vor dem Molekularsaum ist die Molekularschichte des temporalen Operculum an einer kleinen, umschriebenen Stelle an der Oberfläche wie ausgefranst und narbig glös verfilzt. Im Saum selbst, entlang und im Innern des versenkten Windungszuges sowie im Marklager daneben sieht man überall regressive Veränderungen in Form kalkig inkrustierter Kapillaren und Ganglienzellen sowie frei im Gewebe liegende Schollen von Pseudokalk (Abb. 1d).

Verfolgt man die Claustrum-Inselmorphie in einer Schnittserie weiter rostral, so findet man auf einem Schnitt knapp hinter dem Temporalpol die Inselrinde und die davon kaum zu differenzierende Opercularrinde in ein Konglomerat mikroyr gestalteter, weit in die Tiefe reichender Windungszüge aufgegliedert. Man gewinnt den Eindruck, als ob dadurch der ganze Striatumkopf medialwärts verdrängt wurde. Im schmalen Markstreifen zwischen Striatum und Mikroyrien sieht man reichlich Pseudokalkablagerungen, verkalkte Kapillaren und darüber im Marklager eine frischere, zum Teil cystische Erweichung mit Fettkörnchenzellen. Die Substantia perforata anterior ist in ihrer Ausdehnung reduziert (Abb. 1c).

Auf einem Schnitt knapp vor dem Ende des Hinterhornes des linken Seitenventrikels erkennt man an verschiedenen Stellen Mikroyrien, die zum Teil in die Tiefe reichen. An einer ventrikelnahen Stelle stehen mikroyre Bänder mit subependymären, in das Ventrikellumen ragenden Heterotopien in Verbindung. Regressive Veränderungen werden hier vermißt (Abb. 1b).

Epikrise: Bei einem 20monatigen Knaben, der asphyktisch geboren wurde und an Krampfanfällen litt, fand sich klinisch eine Mikrokranie, Pupillenstörungen, spastische Paresen und eine Idiotie. Das mikrencephale Kugelgehirn zeigt eine Reihe embryonaler Verbildungen (unter anderen Agenesie der Riechlappen und der rostralen Kommissur, Balkenhypoplasie). Die Caudata sind mit den Septumblättern und dem Balken verwachsen. Wichtig für die noch zu erörternden Probleme sind eine eigenartige Dysmorphie der Claustrum-Inselregion, ferner circumscripte, weit in die Tiefe reichende Mikroyrien, die im Parieto-occipital-Bereich mit subependymären, grauen Heterotopien in Verbindung stehen. In unmittelbarer Umgebung dieser Dysmorphien finden sich vielfach regressive Veränderungen (Pseudokalkablagerungen, Markaufhellungen und eine frischere Malazie).

2. Fall B. Aloisia (24/1/56): Das im Alter von 18 Jahren verstorbene Mädchen ist das erste von insgesamt 5 Kindern. Familienanamnestisch ist ein gehäuftes Auftreten von Alkoholismus und Psychosen auffällig. Die bei der Geburt 24jährige Mutter stürzte während des 6. (oder 7. ?) Schwangerschaftsmonats von einem hochbeladenen Heuwagen und hatte darauf vorübergehend stärkere Wehen. Die Geburt erfolgte termingerecht und komplikationslos. Die psychische und motorische Entwicklung war von Anfang an ver-

langsam, Krampfanfälle sind nicht vermerkt. Klinischer Befund: Keine körperlichen Bildungsfehler. Anisokorie, Schielstellung des rechten Bulbus nach außen und oben; spastische Paresen der Extremitäten links mehr als rechts mit entsprechender Gangstörung. Psychisch steht das Mädchen etwa auf der Stufe einer Dreijährigen. Geringes Sprachverständnis, wenig sprachliche Äußerungen. Normaler Liquorbefund. Luesreaktionen in Serum und Liquor negativ. Der Tod erfolgte an Lungenentzündung. Vom Körpersektionsbefund ist eine embryonale Lappung der Nieren erwähnenswert.

Hirnsektion (nach langjähriger Formolfixierung): Gewicht 1170 g. Die rechte Großhirnhemisphäre ist gegenüber der linken deutlich verkleinert. Die Relation zwischen Groß- und Kleinhirn entspricht der Norm. Rechts findet sich ein etwa walnußgroßer Porus in der Orbitalregion knapp vor dem Temporalpol, der sich allmählich verjüngend in die dorsalen Opercularwindungen fortsetzt und etwa in hinterer Stammganglienhöhe sein Ende findet. Der Porus war ursprünglich anscheinend zur Gänze von Leptomeninx überdacht, diese liegt bei der Untersuchung jedoch nur noch in Fragmenten vor. Die den Porus umgebenden Windungen zeigen ein mikrogryes Gepräge und stehen in typischer Weise radiär zum Defekt. In der Wand des Porus reichen die Windungen bis an den Rand des Seitenventrikels, mit dem vorn eine breite Kommunikation besteht.

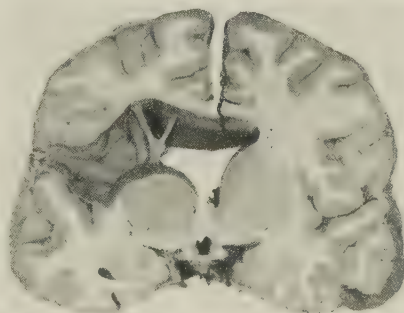


Abb. 2. Fall 2 (24/1/56): Frontalscheibe in vorderer Stammganglienhöhe; links ist der Porus, rechts die Claustrum-Inseldysmorphie erkennbar.

Sehr charakteristisch ist ein Frontalschnitt in vorderer Stammganglienhöhe (Abb. 2). Rechts sieht man den Porus, der hier durch einen schmal gewordenen Spalt mit dem Subarachnoidealraum, breit hingegen mit dem weit ausgezogenen, lateralen Winkel des Seitenventrikels kommuniziert. Die eigentliche Wand des Porus bilden zwei Lamellen, die dorsal und ventral von der Stelle, wo der Porus in den Ventrikel überzugehen scheint, ausgehen und nach außen umgestülpt sind. Wie sich an weiter rückwärts geführten Schnitten herausstellt, waren die Lamellen ursprünglich miteinander vereint und bildeten zwischen Porus und Ventrikel eine Grenzmembran. Unter der dorsalen Lamelle findet sich die defekte, durch weit in die Tiefe reichende Mikrogryrien ersetzte Opercularwindung. Dysmorphe Rindenmassen reichen aber

bis zum Ventrikel selbst. Die Inselrinde und das Claustrum (letzteres ist erst bei der feingeweblichen Untersuchung erkennbar) sind dorsal gleichsam abgekappt. Dort, wo der Porus in den Ventrikel übergeht, ist das einst hier befindliche Marklager durch einige runde, den Porus durchquerende Markstränge markiert. Die Striata zeigen die gleiche Verlagerung gegen die Mittellinie wie der erste Fall und sind mit den dazwischenliegenden Fornixsäulen verlötet. Ein Septum pellucidum ist makroskopisch nicht zu erkennen. (Mikromorphologisch kann die dem Caudatum aufgelagerte Membran möglicherweise einem Septumblatt entsprechen, da sie reichlich Ependyminseln enthält.) Der Fornix liegt weiter rückwärts dem Thalamus auf und erreicht den in die Breite gezogenen Balken erst in der Gegend seines Splenium. Die rostrale Kommissur ist intakt. Die Seitenventrikel sind in allen Anteilen mittelgradig ausgeweitet.

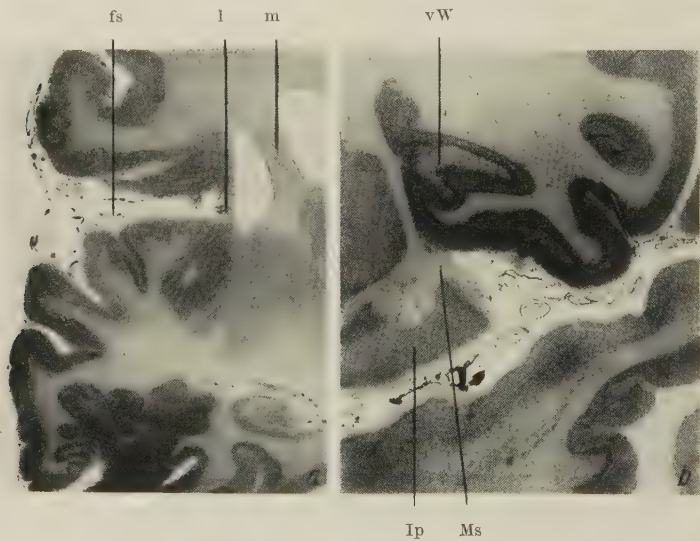


Abb. 3. Fall 2 (24/1/56): a) Frontalschnitt durch das kaudale Porusende; Kresylviolett. Näheres siehe Text (fs = Fissura Sylvii, l = Lamelle, die den Porus vom erweiterten Ventrikelraum trennt, m = Markbrücke). b) Frontalschnitt knapp hinter dem linken Temporalpol; Kresylviolett. Rostrales Ende der Claustrum-Insele dysmorphie (vW = versenkter Windungszug, Ms = ganglienzellfreier Molekularsaum mit kleiner, glöser Narbe, Ip = Inselpol).

Links kann man die Claustrum-Insele dysmorphie schon mit freiem Auge wahrnehmen. Man sieht den ganglienzellfreien Molekularsaum zwischen Insel- und Opercularrinde, den parallel zum Putamenrand liegenden, versenkten Windungszug sowie das dorsal verkürzte Claustrum. Rostral wird der Molekularsaum immer breiter und zeigt die verkalkten Ganglienzellen und Kapillaren in analoger Weise wie der erste Fall. Vor dem Saum sieht man an umschriebener Stelle eine kleine, glöser Narbe. Der versenkte

Windungszug zeigt hier schon mehr das Gepräge tief tretender Mikrogyrien (Abb. 3b).

Von den übrigen Befunden sei noch ein Frontalschnitt aus der Gegend des caudalen Porusendes angeführt (Abb. 3a). Der Porus bildet hier nur mehr einen schmalen Spalt, der ohne besondere Markierung in die Sylvische Furche übergeht und durch eine dünne, dicht gliös verfilzte Membran vom Ventrikel bzw. von jenem Raum, der den Übergang zwischen Porus und Ventrikel bildet, getrennt ist. Die eigentliche Grenze zwischen Porus und Ventrikel ist wegen des auf weite Strecken fehlenden Ependymbelages kaum zu bestimmen. (An weiter vorne gelegenen Schnitten gewinnt man aber doch den Eindruck, als ob die Lamelle ursprünglich den Ventrikel vom Porus trennte und erst später mit dessen Wand verlötete.) Die temporale und frontale Opercularrinde sowie die Inselrinde sind mikrogyr verändert. Die Inselrinde geht direkt in das dorsal verkürzte Claustrum über. Die Membran entspricht लगemäßig etwa dem Molekularsaum der Claustrum-Inseldysmorphie. Die unmittelbar darüberliegenden, dysmorphen Rindenpartien zeigen nicht mehr den sonst durchgehend gut erkennbaren, vierschichtigen Aufbau, sondern sind besonders in Ventrikelnähe mehr wie ein versenkter Windungszug oder wie graue Kugelheterotopien gestaltet.

Epikrise: Es handelt sich um ein 18jähriges Mädchen mit spastischen Paresen und Schwachsinn hohen Grades. Aus der Anamnese ist ein schwerer Sturz der Mutter in der 2. Schwangerschaftshälfte bemerkenswert. Das Gehirn selbst zeigt rechts einen walnußgroßen, vorwiegend orbital gelegenen Porus, der mit dem ausgeweiteten Vorderhorn des Seitenventrikels kommuniziert. Der Porus setzt sich parallel zur Sylvischen Furche spaltförmig in die Opercularregion fort und zeigt auf Frontalschnitten eine Lage, die mit der auf der linken Seite befindlichen Claustrum-Inseldysmorphie weitgehend übereinstimmt. Schon bei der makroskopischen Untersuchung gewinnt man den Eindruck, als ob der Hirnmantel entlang der Linie, die etwa durch den ganglienzellfreien Molekularsaum und den Rand des versenkten Windungszuges markiert ist, auseinandergerissen wäre. Auch das Claustrum ist dorsal entsprechend verkürzt. Die Claustrum-Inseldysmorphie zeigt links, besonders rostral, die charakteristischen, regressiven Veränderungen.

3. Fall F. Egon (293/1/55): Bei dem im Alter von 20 Monaten gestorbenen Knaben war die Familienanamnese ohne Besonderheit. Nach anfänglich normalem Schwangerschaftsverlauf kam es aus unbekannter Ursache im 8. Monat zur Frühgeburt (Geburtsgewicht 2650 g); keine Geburtsasphyxie vermerkt. Die psychische und motorische Entwicklung war sehr verlangsam. Krampfanfälle kamen nicht zur Beobachtung. Drei Monate nach der Geburt wurde eine Sehnervenatrophie festgestellt. Befund: Der Kopf ist ausgesprochen brachycephal (Kopfumfang 46 cm) mit abgeflachten Hinterhaupt. Der Augenabstand ist etwas weiter, als es der Norm entsprechen würde. Rechtsseitiger Leistenhoden. Neurologisch findet sich ein Strabismus divergens; nystagmusartige Unruhe der Bulbi. Das Kind fixiert nicht, folgt aber gelegentlich einer vorgehaltenen Lichtquelle. Die unteren Extremitäten zeigen rechts mehr als links spastische Erscheinungen, auch der rechte Arm ist leicht paretisch; hochgradige motorische Rückständigkeit. Der Knabe

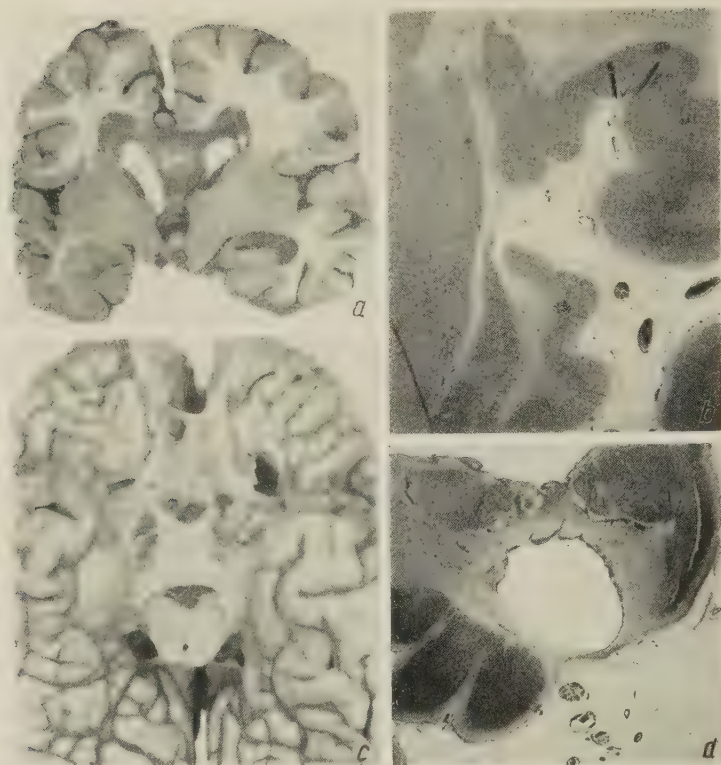


Abb. 4. Fall 3 (293/1/55): a) Frontalscheibe in mittlerer Stammganglienhöhe. Claustrum-Inseldysmorphie beiderseits erkennbar, Hydrocephalus internus mit Defekt des Septum pellucidum. b) Frontalschnitt aus gleicher Höhe; Kresylviolett. Claustrum-Inseldysmorphie. c) Hirnbasis mit Porus links orbital. d) Frontalschnitt durch Inselpol links mit kaudalem Porusende an der Stelle des ganglienzellarmen Molekularsaumes. Kresylviolett.

kann nicht sitzen, jedoch den Kopf anheben. Psychisch besteht das Bild einer tiefstehenden Idiotie. Sprachliche Äußerungen und Sprachverständnis fehlen völlig. Exitus letalis an Pneumonie und Lebensschwäche.

Hirnsektionsbefund (nach langjähriger Formolfixierung): Gewicht 850 g. Das Gehirn ist kleiner, als es der Norm entsprechen würde, die Relation zwischen Groß- und Kleinhirn entsprechend. Die Meningen sind zart und nur im Bereich der basalen Zisternen etwas verdickt und getrübt. Die Pialvenen sind über der Konvexität stellenweise stärker mit Blut gefüllt. Die Windungen der Konvexität sind insbesondere im Frontalbereich verschmälert, und die Furchen klaffen. Der Boden des 3. Ventrikels ist leicht vorgewölbt. Die Sehnervenfazikel, besonders der linke Tractus opticus, sind stark verschmälert. Links orbital knapp zwischen dem Temporalpol und Trigonum olfactorium sieht man nach Entfernung der Leptomeninx einen etwa 1 cm im Durchmesser haltenden Porus, der in der Tiefe mit dem Vorder-

horn des Seitenventrikels kommuniziert und von radiär stehenden, mikrogryen Windungszügen umgeben ist. Rechts liegt kein Porus vor, doch ist das Windungsrelief orbital abnorm (Abb. 4c).

Auf den Frontalscheiben durch die Großhirnhemisphären findet sich eine höhergradige Ausweitung sämtlicher Ventrikelanteile, insbesondere des linken Seitenventrikelvorderhornes. Das Septum pellucidum fehlt bis auf einen dünnen Strang, der in der Höhe des Pulvinar thalami vom Balken zum Fornix zieht. Die rostrale Kommissur ist intakt. Der Balken ist in die Breite gezogen, aber dafür nur etwa 1 mm dick. Die Fornixsäulen liegen dem Thalamus auf und erreichen den Balken erst in der Gegend seines Spleniums. Die Furchen klaffen besonders in den Windungstälern. Die Hemisphärenmarklager sind links stärker als rechts beträchtlich verschmälert. Auf beiden Seiten kann man auf einem Schnitt in der mittleren Stammganglien Höhe die Dismorphie der Claustrum-Inselregion erkennen (Abb. 4a).

Bei der feingeweblichen Untersuchung sieht man im Bereich der Claustrum-Insel Dismorphie wieder die regressiven Veränderungen an der gleichen Stelle, nur daß sie hier noch stärker als bei den anderen Fällen zu einem dünnen, gliös verfilzten Saum komprimiert erscheinen, der vom Molekularsaum ausgeht, parallel zum versenkten Windungszug liegt und auch in Molekularsäume desselben eindringt. Die Umgebung des narbigen Streifens ist deutlich entmarkt. Der ganglienzellfreie Saum (Abb. 4b) wird vorn immer breiter, und links findet man schließlich gerade an dieser Stelle das hintere Ende des Porus, der nur durch eine schmale Membran vom hier besonders ausgeweiteten Ventrikel getrennt ist (Abb. 4d).

Zu erwähnen wäre noch eine sehr mangelhafte Ausbildung der basalen Riechhirnrinde sowie der ventralen Anteile des Gyrus fornicatus. Die linke Pyramidenbahn ist atrophisch.

Epikrise: Es handelt sich um einen im Alter von 20 Monaten verstorbenen, frühgeborenen Knaben mit spastischen Erscheinungen des linken Armes und der Beine und Idiotie. Das leicht mikrencephale Gehirn zeigt einen echten Porus der linken Orbitalregion. Das Ventrikelsystem ist höhergradig ausgeweitet, das Septum pellucidum mangelt bis auf einen dünnen Strang zwischen Balken und Fornix. Die Claustrum-Insel Dismorphie ist auf beiden Seiten nachweisbar. Der ganglienzellfreie Molekularsaum geht links in das caudale Ende des Porus über.

4. Fall F. Rudolf (145/1/56): Der Knabe, der im Alter von $6\frac{2}{12}$ Jahren an Dysenterie starb, zeigte eine unauffällige Familienanamnese und ist das 3. von insgesamt 5 Kindern. Die Mutter, die bei der Geburt 25jährig war, stürzte während des 6. Schwangerschaftsmonates vom Heuwagen und mußte 4 Tage das Bett hüten. Die Geburt erfolgte später als errechnet, verlief aber sonst normal. Die motorische und psychische Entwicklung blieb fast völlig aus. Krampfanfälle sind nicht angegeben. Befund: Für das Alter viel zu kleiner Knabe mit angedeuteter Trichterbrust, rechtsseitiger Kyphoskoliose der Brustwirbelsäule und beiderseitigem Kryptorchismus. Der neurologische Befund ergibt eine hochgradige spastische Paraparese der Beine mit Beugekontrakturen und eine geringe Lähmung des linken Armes. Die Finger der rechten Hand zeigen eine athetoide Haltung. Der Patient kann weder sitzen,

noch gehen und stehen. Bei stärkeren akustischen, optischen und taktilen Reizen werden an der mimischen Muskulatur und an den Extremitätenenden klonische Zuckungen beobachtet. An den Hirnnerven findet man außer einem rechtsseitigen, sehr starken Strabismus convergens keinen abnormen Befund. Psychisch besteht eine tiefstehende Idiotie mit mangelnder affektiver Ansprechbarkeit und fehlendem Sprachverständnis. Die Pneumoencephalographie ergibt einen Defekt des Septum pellucidum bei mittelgradig ausgeweiteten Hirnkammern. Im Kontur der seitlichen Anteile der Cellae mediae sieht man divertikelartige Ausbuchtungen. Serum- und Liquor-WaR sind negativ.

Hirnsektionsbefund (nach langjähriger Formolfixierung): Gewicht 1100 g. Etwa normal großes Gehirn mit normaler Relation zwischen Groß- und Kleinhirn. Die Falx cerebri ist im Frontalbereich reduziert, und der Interhemisphärenspalt wird hier von leptomeningealem Gewebe überbrückt. Die Meningen sind zart und durchscheinend. Das Gebiet der unteren Zentralregion ist beiderseits etwas eingezogen, und man sieht darüber ein Konvolut stark gewundener und prall mit Blut gefüllter Gefäße. Auch in der rechten Orbitalregion findet man kleine, erweiterte und angiomatös anmutende Gefäßbezirke. An der Basis des Gehirns sowie an den Schnitten durch den Hirnstamm und das Kleinhirn sieht man außer einer mäßigen Verschmähigung des rechten Pes pedunculi keinen wesentlich abnormen Befund.

Die Frontalscheiben durch die Großhirnhemispären ergeben folgendes Bild: Die Kommissurensysteme sind der Norm entsprechend ausgebildet. Der Balken ist etwas in die Breite gezogen, aber von normaler Stärke. Das Septum pellucidum ist nicht nachzuweisen. Dort, wo es normalerweise am Balken ansetzen müßte, sieht man — besonders über dem Rostrum — eine Reihe längsgetroffener, dünnwandiger Gefäße. Der Fornix liegt wieder dem Thalamus auf und schließt sich erst in der Gegend des Splenium dem Balken an. Die Seitenventrikel sind in allen Anteilen mittelgradig, der 3. Ventrikel nur mäßig ausgeweitet. Das Ependym ist fast überall verdickt und leicht gehöckert. Die seitlichen Winkel der Seitenventrikel sind zwischen Balken und Caudatum an asymmetrischen Stellen stark verbreitert und zum Teil divertikelartig eingezogen. Hier finden sich große Mengen subependymärer, grauer Kugelheterotopien. Diese stehen größtenteils durch Bänder dysmorpher Rindenzüge mit der darüberliegenden, mikrogyr veränderten Rinde in Verbindung. Zwischen den Bändern sieht man schon makroskopisch vermehrte, vorzüglich quergetroffene Gefäße. Die Oberfläche ist an diesen Stellen etwas eingezogen und von der schon beschriebenen, gefäßreichen Pia bedeckt. Rindendysmorphien dieser Art findet man vorwiegend im Parietalbereich, in der parieto-occipitalen Übergangsregion, im Bereich der 1. und 2. Temporalwindung, des Inselpoles und schließlich der Orbitalregion.

Die mikromorphologische Durchmusterung der Regionen mit den bandförmigen Rindendysmorphien an Hand von Schnittserien brachte folgende, interessante Ergebnisse: Der ganze Bezirk ist am Rande von mikropolygyr geformten Windungen umgeben. Im Bereich der Dysmorphie selbst sieht man parallel verlaufende und senkrecht zur Oberfläche stehende Rindenbänder, die zunächst als ein abnorm stark gefaltetes Windungskonvolut im-

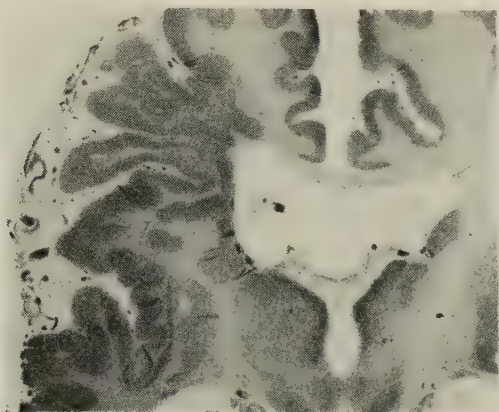


Abb. 5. Fall 4 (145/1/56): Frontalschnitt in Höhe des Nucleus ruber; Kresylviolett. Rindendysmorphie mit parallel verlaufenden und senkrecht zur Oberfläche stehenden Rindenbändern und tiefgreifenden und gefäßreichen Molekularsäumen.

ponieren (Abb. 5). Die Rinde selbst zeigt den charakteristischen, vierschichtigen Aufbau der Mikrogyrie. Die dazugehörigen Rindenmarkkegel sind außerordentlich schmächtig. Am Rande der Dysmorphie reichen die Furchen mit einer sehr gefäßreichen Pia nur wenig zwischen die Rindenbänder in die Tiefe. Diese sind vielmehr hier vorwiegend durch einen mehr oder minder breiten Molekularsaum miteinander verbunden, der aber ebenfalls eine große Zahl meist quergetroffener, ausgeweiteter Gefäße enthält. Gegen den Ventrikel zu verlieren die Rindenbänder immer mehr den vierschichtigen Aufbau und bieten das Bild amorpher Ganglienzellmassen, wie sie eher für „versenkte Windungszüge“ charakteristisch sind. Knapp unter der Ventrikelwand imponieren sie schließlich als typische, subependymäre, graue Kugelheterotopien. Dringt man gegen das Zentrum der Dysmorphie vor, das etwa der Stelle entspricht, wo sich makroskopisch die divertikelartige Einziehung der Ventrikelwand und außen das eingesunkene Oberflächenrelief fand, so sieht man die mikrogyren Rindenbänder immer mehr auseinanderweichen und die Furchen sich entsprechend verbreitern. Gefäß-Piakeile dringen in die Molekularsäume ein, und die Furchen reichen immer tiefer bis an den Ventrikel heran. An der Grenzzone zwischen Pia und Molekularschicht finden sich stellenweise kleine, gliöse Narben, und die Rindenoberfläche sieht dort wie ausgefranst aus. In den breiten Furchen sind an vielen Orten kleine Inseln von Pia-Gliafilz-Molekularschichtrudimenten. Vom Ventrikel selbst ist der so konfluierende, porusartige und subarachnoideal gelegene Raum durch eine dünne Membran, die vorwiegend aus einer dichten Gliafaser- und Zellschicht sowie aus kleinen, grauen Kugelheterotopien aufgebaut ist, getrennt.

Die Leptomeninx läßt entzündliche Elemente überall vermissen. Die Seitenventrikel sind von einer dicken, gliafaserreichen, aber fast durchgehend ependymfreien Membran ausgekleidet. An der Grenze zwischen der Membran

und dem Caudatum können jedoch reichlich Ependyminseln nachgewiesen werden. Die Insel ist größtenteils mikrogyr verändert, die Claustrum-Insel-dysmorphie wird aber vermißt.

Epikrise: Es handelt sich um einen 6jährigen Knaben, dessen Mutter im 6. Schwangerschaftsmonat von einem Heuwagen stürzte. Klinisch fand sich eine Idiotie, spastische Plegien der Beine und eine Parese des linken Armes sowie häufige Klonismen. Außerdem sind eine Kyphoskoliose, eine Trichterbrust und ein Kryptorchismus verzeichnet. Die Hirnsektion ergab eine mittelgradige, innere Hydrocephalie mit völligem Defekt des Septum pellucidum. Von den verbreiterten, seitlichen Winkeln der Seitenventrikel gehen bandförmige, parallel verlaufende, dysmorphe Windungszüge aus. In die an den Randbezirken durch Molekularsäume verbundenen, mikrogyren Rindenbezirke dringen starke Gefäßpiakeile ein, die die Windungen auseinanderdrängen und zu tiefgreifenden Furchen führen. Inseln aus Pia und Molekularsäumen dürften darauf hinweisen, daß hier die Rindendysmorphien stellenweise wieder resorbiert wurden. An Grenzzonen sieht man kleine Glianarben. Der durch die konfluierenden Spalträume entstandene, trichterförmige Porus ist durch eine Gliamembran vom Ventrikel getrennt. Die über dem Porus liegenden Gefäßbezirke muten angiomatös verändert an.

5. Fall B. Alfred (12/3/57): Es handelt sich um einen im Alter von 20 Jahren an Lungenphthise verstorbenen Mann, von dem nur bekannt ist, daß er schwachsinnig und spastisch gelähmt war. Anamnestiche Angaben fehlen zur Gänze. Hirnsektion: (Gewicht liegt nicht vor). Das gehörig große Großhirn zeigt beiderseits im Bereich der parieto-occipitalen Übergangsregion, und zwar rechts weiter vorn als links, etwa in der Verlängerung der Sylvischen Furche fingerkuppentiefe Einziehungen des Oberflächenreliefs, zu denen aus allen Richtungen stark erweiterte und geschlängelte Gefäße laufen. Auch im Anfangsteil der Sylvischen Furchen sieht man derartige Gefäßkonvolute. Die Meningen sind über der Basis leicht getrübt und verdickt, die Sehnervenfazikel atrophiert. Auf Frontalscheiben durch die Großhirnhemisphären zeigt sich folgendes Bild: Die Kommissurensysteme sind überall intakt, nur die Massa intermedia fehlt. Der Balken ist abnorm in die Breite gezogen und stark ventralkonvex gekrümmt. Das Septum pellucidum mangelt. Man sieht davon lediglich einen dünnen Strang zwischen Fornix und Balken. Außerdem liegen der inneren Oberfläche des Balkenknie und Rostrum zwei in caudaler Richtung divergierende Gefäße an, die wahrscheinlich den Venen des Septums entsprochen haben dürften. Die Striata sind wieder an die Mittellinie herangerückt und auf größere Strecken mit dem Balken verlötet. Die Seitenventrikelvorderhörner sind dadurch zum Teil atresiert. Der einheitliche Ventrikelraum ist hier im Querschnitt sehr schmal und etwa „W“-förmig. Die rechte Cella media ist auf einem Schnitt in der Höhe des Nucleus ruber seitlich stark in die Breite gezogen. Hier findet sich ein schmaler, spaltförmiger Porus, der durch eine kleine Öffnung mit dem Ventrikel kommuniziert. Er ist von einer ganzen Reihe parallel zu ihm verlaufender, bandförmig angeordneter und vom Ventrikelwinkel bis zur Oberfläche ziehender, mikrogyrer Rindenzüge umgeben. Links finden sich die gleichen Dysmorphien, aber ohne Porus und nicht direkt von der Ventrikelwand, sondern vom Marklager ausgehend. Auf einem Schnitt in der Höhe

des Trigonum der Seitenventrikel sieht man links einen kleinen, spaltförmigen Porus, der mit dem Subarachnoidealraum in Verbindung steht, aber vom Ventrikel durch eine dünne Membran getrennt zu sein scheint. In der Umgebung des Porus finden sich wieder reichlich mikrogryre Rindenbänder, in deren Molekularsäume sich wie beim vorher beschriebenen Fall Gefäß-Piakeile einsenken. An der gleichen Stelle der Gegenseite sieht man die gleiche Dysmorphie ohne eigentlichen Porus.

Die mikromorphologische Untersuchung der Pori bringt gegenüber dem vorhergehenden Fall keine wesentlichen Unterschiede, so daß auf eine weitere Beschreibung verzichtet werden kann.

Bemerkenswert ist wieder der Befund im Bereich des Inselpoles. Dieser ist unter gleichzeitiger Volumsvermehrung mikrogry verändert, und das führt ähnlich wie beim ersten Fall zur Verdrängung des Striatumkopfes. Zwischen letzterem und der Insel findet sich aber eine schmale Furche, die anscheinend durch Resorption des Molekularsaumes entstand. Die Opercularwindung ist an dieser Stelle durch mikropolygyre Rindenzüge ersetzt. Zwischen diesen und dem Putamen sieht man einen schon makroskopisch erkennbaren, schmalen Streifen gliösnarbigen Gewebes parallel zum Putamenrand ins Marklager ziehen (Abb. 6a). Auch in der Grenzzone zwischen Inselrinde und der verschmälerten Substantia perforata anterior finden sich kleinere, narbige Veränderungen. In der linken Parietalregion sieht man einen von der mikropolygyr gestalteten Rinde ausgehenden, tief ins Marklager

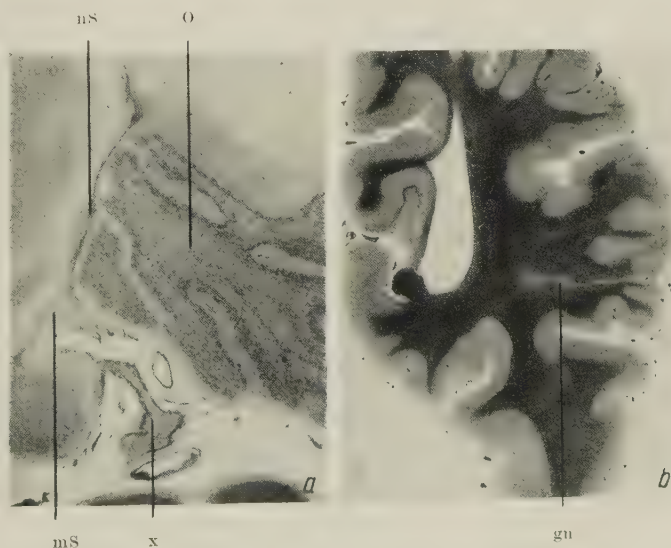


Abb. 6. Fall 6 (12/3/57): a) Frontalschnitt knapp hinter dem Temporalpol; Kresylviolett. Claustrum-Inseldysmorphie mit mikropolygyr veränderter Opercularrinde (o), erweitertem, narbig-gliösem Molekularsaum (ms) und narbigem Streifen (nS). Narbiger, halbinselförmiger Rindenrest bei x. b) Frontalschnitt durch das Hinterhorn. Mikropolygyrie der Parietalwindungen. Streifenförmige Glianarbe bei gn.

ziehenden, schmalen Gliastreifen, der an der Oberfläche in einen gliös-narbig-
gen Rindenrest ausmündet, in der Tiefe aber nicht von Dysgyrien umgeben
ist (Abb. 6b).

Epikrise: Es handelt sich um einen 20jährigen Schwachsinnigen mit
spastischen Paresen und unbekannter Vorgeschichte. Der Hirnbefund ergab
an annähernd symmetrischen Stellen des Scheitellappens *circumscribed*
Dysmorphien des Hirnmantels in Form ausgedehnter, bandförmiger, mikro-
gyrer Rindenzüge, die teils oberflächlicher liegen, teils bis an den Seitenven-
trikel reichen. Im letzteren Falle sind sie mit schmalen, spaltförmigen Pori
vergesellschaftet, die ihrerseits wieder entweder mit dem Ventrikel kommuni-
zieren oder von ihm durch eine gliöse Membran getrennt sind. Die mikro-
morphologischen Veränderungen in diesem Bereich sind denen des vorher
besprochenen Falles analog. Im Bereich des Inselpoles findet sich ein der
Clastrum-Inseldysmorphie entsprechender Befund, der auch charakteri-
stische Glianarben zeigt. Bemerkenswert ist ferner ein Defekt des Septum
pellucidum bei nur im unmittelbaren Gebiet der Pori leicht ausgeweiteten
Seitenventrikeln sowie die durch die mediale Verlagerung der Striata bedingte
Verlötung mit dem Balken mit konsekutiver Atresie von Teilen der Seiten-
ventrikelvorderhörner.

Besprechung der Befunde

Die 5 angeführten Fälle zeigen ungeachtet, ob sie mit einem Porus
vergesellschaftet sind oder nicht, eine Reihe von Gemeinsamkeiten,
von denen wir vorerst, weil sie mit den zur Diskussion stehenden
Problemen unmittelbar in Zusammenhang stehen, die Dysmor-
phien des Hirnmantels behandeln wollen. Die Abhängigkeit der
Pori von diesen Dysmorphien wird schon daraus allein erhellt, daß
sie immer in ihrem direkten Bereich angetroffen werden. Bei den
Dysmorphien möchten wir, obgleich sie auf die gleiche Grundstö-
rung zurückgeführt werden können, aus lokalisatorischen Gründen
zwei Arten auseinanderhalten. Einerseits handelt es sich dabei um
eine stets gleichförmige, eigenartige Verbildung von Insel, Clau-
strum und dorsalem Operculum, die wir in einem anderen Zusam-
menhang besprochen und als Claustrum-Inseldysmorphie bezeich-
net haben, andererseits um meist in der Parieto-occipitalregion
massierte, umschriebene Rindendysmorphien vorwiegend in der
von Jacob als *circumscribed* Migrationsstörung beschriebenen
Form.

Die *Clastrum-Inseldysmorphie* mit dem dorsal verkürzten Clau-
strum, dem mehr oder minder breiten, ganglienzellfreien Molekular-
saum zwischen Insel- und dorsaler Opercularrinde und dem ver-
senkten Windungszug an Stelle der dorsalen Insel- und Claustrum-

anteile, die bei drei der besprochenen Fälle zur Beobachtung kam und die wir in dieser Form im Schrifttum nicht verzeichnet fanden, kann entwicklungsmechanisch nur schwer gedeutet werden. Von der Störung sind offenbar jene Abkömmlinge der Hemisphärenwand besonders betroffen, aus denen nach Rose Insel, Claustrum und Striatum hervorgehen. Es ist der Cortexbereich mangelhaft ausdifferenziert, der nach Feremutsch und Grünthal der neocorticalen Übergangszone bzw. nach Economo und Koskinas der cytoarchitektonisch schwer zuzuordnenden, allocorticalen Grenzzone angehört und der von Rose als Cortex bigenitus bezeichnet wird. Die Orthogenese des Claustrums selbst ist strittig. Brodman und Rose nahmen an, daß es ein Teil der Inselrinde sei. Nach Beck ist es schon bei 30 mm langen Embryonen als selbständiger Kern nachweisbar. Macchi glaubt hingegen, daß das Claustrum aus einem ventralen und dorsalen Anteil hervorgeht und sich völlig unabhängig von Striatum und Insel entwickelt. Jacob zeigte bei Embryonen von 110 mm Länge, wie die Neuroblasten aus den entsprechenden Matrixgebieten ventral und dorsal zur Inselrinde ziehen, wobei sie das Claustrum zangenförmig umfassen. Bei unseren Fällen scheint nun aus einem zunächst nicht ersichtlichen Grund eine Migrationshemmung der Zellströme, die die Orthogenese von Insel- und dorsaler Opercularrinde sowie auch des Claustrums sonst gewährleisten, vorzuliegen. Die fehlerhafte Ausdifferenzierung des dorsalen Keimmateriales führt an Stelle der dorsalen Claustrum- und Inselanteile zur Bildung des versenkten Windungszuges. Weiter rostral ist vor allem die Migration des ventralen Neuroblastenstromes behindert, und die Folge ist die mikropolygyre Dismorphie des Inselpoles. Der ganglienzellfreie Saum ist offenbar die Grenzzone, an der normalerweise die aus beiden Richtungen kommenden Neuroblastenströme zusammenstoßen. Gleichzeitig trägt er jedoch bezüglich seiner Vaskularisation anscheinend den Charakter einer Molekularschicht. Die nach oben ziehende Opercularrinde, die im Marklager frei endet, ist den circumscribten Migrationsstörungen (Jacob) analog. Darüber soll jedoch noch später die Rede sein. Da die Entwicklung des Claustrums schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt erfolgt, so handelt es sich allein aus diesem Grunde um eine embryonale Entwicklungsstörung.

Die andere Gruppe der Verbildungen des Hirnmantels läßt bei verschiedener Lokalisation ebenfalls ein einheitliches, dysmorphogenetisches Prinzip erkennen. Man sieht an diesen Stellen — viel-

fach symmetrisch angeordnet — ausgedehnte, mikrogyre Rindenbezirke mit dem typischen vierschichtigen Aufbau und „Drüsen-schlauchbildung“ (Schob). An Stellen, die den Hirnkammern — meist den seitlichen Winkeln der Seitenventrikel — am nächsten kommen, ziehen die mikrogyren Rindenzüge in Form senkrecht zur Oberfläche stehender, parallellaufender Bänder in die Tiefe, lassen aber auch hier ihre Vierschichtung noch deutlich erkennen. Die Molekularschichten dieser Rindenbänder gehen kontinuierlich, wie es schon von Ranke und später von Schob beschrieben wurde, ineinander über und sind zunächst von den sehr schmalen Markkegeln schwierig zu differenzieren. In der Nähe der Oberfläche findet man zwischen den Bändern fast regelmäßig einen pialen Saum mit einer großen Zahl meist quer getroffener und weiter Gefäße und darüber rudimentäre Furchen. Im Zentrum der Dismorphie reichen die mikrogyren Bänder bis in die Ventrikelnähe, sind aber von diesem beinahe immer durch die typischen, subependymären, in das Ventrikellumen vorragenden, grauen Heterotopien getrennt. In der Tiefe lassen die Rindenbänder nicht selten ihren vierschichtigen Aufbau immer mehr vermissen und zeigen dann das Gepräge der eher formlosen, von Jacob als circumscribed Migrationsstörung bezeichneten Gebilde. Bei einem anderen Fall, der hier nicht näher behandelt wurde, sahen wir an den durch tief einschneidende Furchen getrennten Windungen in Konvexitätsnähe einen annähernd normalen Aufbau, während in der Nähe des Furchengrundes ein mikrogyrer Typus vorherrschte. Vom Furchengrund selbst gingen circumscribed Migrationsstörungen aus, die bis zum Ventrikel reichten.

Die Frage nach der Formalgenese und dem teratologischen Terminationspunkt der beschriebenen Rindendismorphien ist besonders von Jacob eingehend bearbeitet und geklärt worden. Die circumscribed Migrationsstörungen, die früher vielfach als innere Mikrogyrien bzw. als versenkte (nach Jacob besser als „stecken-gebliebene“) Windungszüge bezeichnet wurden, sind demnach als embryonale Entwicklungsstörungen, die vor dem 3. Embryonalmonat eingesetzt haben, aufzufassen. Die Mikrogyrien selbst entstehen zu einem Zeitpunkt, wenn die Migration im wesentlichen bereits abgeschlossen ist. Dies ist nach dem 5. Monat, also viel später, der Fall. Wenn beide Arten der Migrationshemmungen im Rahmen der gleichen Dismorphie zur Beobachtung kommen, so wird die zeitliche Differenz der Entstehung mit Jacob daraus erklärt,

daß die Mikrogyrien dann Folgezustände der vorher aufgetretenen, circumscribten Störungen sind. Kleinsasser nimmt bezüglich der unter der Ventrikelwand lieengebliebenen, subependymären, grauen Kugelheterotopien neuerdings an, daß sie auch im 7. Fetalmonat entstehen können. Das Besondere unseres Materiales liegt nun unseres Erachtens darin, daß fast immer mikrogyr aufgebaute Rindenbänder in parallelen Zügen bis in die Ventrikelnähe reichen. Es ist wahrscheinlich, daß es sich hier um auf dem Wege zur Oberfläche lieengebliebenes Keimmateriale handelt, das sich an Ort und Stelle nach Art der Mikrogyrien ausdifferenziert hat. Es wäre dies mit Kleinsasser damit zu erklären, daß das Bildungsmateriale der Rinde in Form kleiner Konvois wandert und bereits die elementaren Bausteine der Rinde enthält.

Schwierig ist die Frage nach der Ursache der im Bereich der Dysmorphie oft übermäßigen Gyration zu beantworten. Wir vermuten, daß sie im Grunde genommen eine Folge der hier unter besonders erschwerten Umständen vor sich gegangenen Vaskularisation ist. Die normalerweise an der Oberfläche gelegenen Molekularschichten der Rinde sind bei der Dysmorphie weit in die Tiefe reichende, die mikrogyren Rindenbänder untereinander verbindende, langgestreckte Streifen, die zunächst nur sozusagen am „Ausführungsgang des Drüsenschlauches“ mit der Pia in Berührung kommen. Von dort her müssen auch die Gefäße eindringen, um zu den weit entfernt gelegenen Mikrogyrien gelangen zu können. Mit diesen Gefäßen wandert anscheinend auch allmählich piales Gewebe in die Molekularsäume ein und führt im Zusammenhang mit ihrer Trennung zu einer sekundären Furchenbildung. Unwillkürlich drängt sich dabei ein Vergleich mit der seinerzeit von Seitz vertretenen Ansicht über die orthologische Furchung auf, der ihre Ursache in den Mesenchymkeilen, die sich von der Oberfläche her in die Tiefe einsenken, sieht. Auch Diezel kam beim Studium eines Falles von Speicheldrüsenviruserkrankung mit schweren cerebralen Veränderungen und Mikrogyrien zu ähnlichen Analogien. Die Auffassung Zingerles, daß das ja tatsächlich als „Fältelung“ imponierende Hirnmantelrelief aus sekundär verwachsenen, primär fehlgebildeten Windungszügen entstanden sei, erscheint heute wohl nicht mehr diskutabel.

Bemerkenswert sind ferner die regressiven Veränderungen, die bei allen Fällen, auch dort, wo es sich nicht um eine Porencephalie handelt, im Bereich der dysmorphen Rindengebiete ange-

troffen werden. Am augenfälligsten und in fast photographischer Treue sehen wir sie bei der Claustrum-Inseldysmorphie. Im ganglienzellfreien Molekularsaum und an seiner Oberfläche sieht man einen mehr oder minder dichten Gliafilz, der die Rindenoberfläche wie ausgefranst erscheinen läßt. Parallel zum versenkten Windungszug zieht ein schmaler, narbiger Streifen, bestehend aus verkalkten Kapillaren, Pseudokalkschollen usw., in die Tiefe des Marklagers. Seine Umgebung ist auch zum Teil entmarkt. Beim ersten Fall liegt am Rande des zu einem tiefgreifenden, mikropolygyren Windungskonglomerates umgestalteten Inselpoles eine frischere, zum Teil cystisch aufgelockerte Markerweichung. Ähnliche und im Prinzip gleichzubewertende Veränderungen finden sich auch stets im Bereich der größeren, umschriebenen Rindendysmorphien. Meist handelt es sich um kleinere, gliotische Narben der Molekularschicht am Grunde der tiefgreifenden, abnormen Furchen. Wenn auch über den genaueren Zeitpunkt des Entstehens dieser Befunde keine exakte Angabe gemacht werden kann, so muß als sicher angenommen werden, daß sie zu einem meist viel späteren Termin als die Dysmorphien selbst aufgetreten sind. Dies gilt besonders für die beim ersten Fall beobachtete Malazie. Die zweifellos vorhandene, lokale Abhängigkeit der regressiven Veränderungen von den Dysmorphien legt die Vermutung nahe, daß die Ursache zu den ersteren in diesen Dysmorphien selbst begründet liegt. Wir nehmen an, daß sie als eine weitere Folge der beschriebenen Vaskularisationsschwierigkeiten aufzufassen sind. Die Sauerstoffversorgung der tief gelegenen Mikrogyrien, insbesondere der circumscribten Migrationsstörungen, scheint an sich viel schwieriger als der einer orthologisch entwickelten Rinde zu sein, da die von außen eindringenden Gefäße erst einen Weg in die weitverzweigten Molekularschläuche zu bahnen gezwungen sind. Noch umständlicher ist dies bei den in Ventrikelnähe liegenden, circumscribten Migrationsstörungen, die nicht einmal eine „innere Oberfläche“ in Form einer Molekularschicht aufweisen. Hier grenzt Rindenoberfläche direkt an Marksubstanz, wie es besonders deutlich bei der Claustrum-Inseldysmorphie zu sehen ist. Die Gefäße müssen anscheinend den Umweg über das Marklager nehmen, ehe sie von der Oberfläche über „ihre“ Molekularschicht — hier der breite, ganglienzellfreie Saum — an die an allen Seiten von Marksubstanz umgebene, versenkte Windung gelangen können. Wenn auch die Neigung zur Nekrose den Dysmorphien schon von vorneherein innewohnt, so sind es sicherlich oft

äußere Umstände, die zum Zusammenbruch des mühsam aufrechterhaltenen Kreislaufes der Dymorphie führen. Beim ersten Fall lassen sich diese Zusammenhänge ohne weiteres durch die anamnestischen Daten der Geburtsasphyxie und späteren Krampfanfälle konstruieren.

Von der Nekrose der Dymorphie führt unseres Erachtens nur ein kleiner Schritt zur Porencephalie. Bevor wir auf dieses Kernproblem übergehen, einige Vorbemerkungen: Unser Material sowie auch das der von uns übersehenen Literatur zeigt eindeutig die Lokalisation echter Pori in unmittelbarer Nachbarschaft der circumscripten Migrationsstörungen. Die Pori sind stets zumindest auf einer Seite von derartigen, dysmorphen Rindenmassen eingesäumt und kommunizieren mit dem Subarachnoidealraum. Nur die größeren Pori stehen mit dem Ventrikel in direkter Verbindung, die kleineren, spaltförmigen sind von ihm durch eine mehr oder minder breite, gegen die Oberfläche gliotisch verfilzte Membran getrennt. Diese ist offenbar sehr widerstandsfähig, denn man findet sie öfter bis zur Gehirnoberfläche divertikelartig ausgebuchtet, wobei sie mit den Poruswänden verschmelzen kann. Wird der anscheinend überwiegende Liquordruck im Ventrikel zu stark, so reißt die Membran ein, und es resultiert ein kommunizierender Porus.

Die Rolle, die die an sich minimalen, regressiven Veränderungen im Rahmen der Formalgenese der Porencephalie spielen, wird besonders bei der Claustrum-Inseldymorphie offenbar. Der 2. Fall zeigt auf der einen Seite die Dymorphie und auf der anderen einen Porus, der schon bei der makroskopischen Untersuchung den Eindruck machte, daß er durch „Zerreißung“ der Hirnwand entlang einer Linie, die vom ganglienzellfreien Molekularsaum entlang des versenkten Windungszuges zum Ventrikel reicht, entstanden ist. Beim 3. Fall wieder, ebenfalls mit beidseitiger Claustrum-Inseldymorphie, finden wir neben den üblichen, regressiven Veränderungen links orbital einen Porus, der caudal gerade dort endet, wo sonst der breite Molekularsaum zwischen versenktem Windungszug und Inselfol vorliegt. Diese Befunde sprechen unseres Erachtens eindeutig dafür, daß die kleinen, narbigen Veränderungen und die an derselben Stelle befindlichen Pori im Prinzip auf die gleichen, nur in der Intensität differenten Vorgänge zurückgeführt werden können. Wir glauben aber, daß analoge Prozesse auch beim zweiten Typus der Pori maßgeblich sind. Durch die am Grunde der Furchen sich ab-

spielenden, später vernarbenden Prozesse kann mit dem dadurch bedingten Tiefertreten dieser Furchen schließlich ein Spalt entstehen, der bis in die Nähe des Ventrikels reicht. Die weiter um sich greifende Verzweigung der Furchen kann bewirken, daß in ihrem Bereich entstehende, mikrogryre Inseln der Nekrose zum Opfer fallen. Entsprechend der eigenartigen Reaktionslage des fetalen Gehirnes auf Schädlichkeiten (Spatz), können hierbei auch größere, dysmorphe Bezirke spurlos verschwinden. Am Rande der dadurch entstandenen, ausgedehnteren Höhlen sieht man dann manchmal kleine, mikrogryre Rindenbezirke, die nur mittels eines dünnen Molekularstieles mit der Poruswand zusammenhängen. Auch die im Porus befindlichen, kleinen Inseln aus zum Teil gliös eingesäumten Molekularsäumen können auf diese Weise gedeutet werden.

Nach unseren Erfahrungen handelt es sich bei der echten Porencephalie somit stets um einen Folgezustand einer auf eine primäre, circumscriphte Migrationsstörung superponierte Kreislaufstörung. Letztere liegt in der stets erschwerten Vaskularisation der Dysmorphie selbst begründet. Unterschiedlich ist jedoch der Zeitpunkt des Auftretens dieser Kreislaufstörung anzunehmen. Es ist möglich, daß der einmal in Gang gekommene Prozeß schon in der Fetalzeit zum Abschluß kommt, ohne daß äußere Schädlichkeiten darauf einen Einfluß genommen haben. Bei anderen Fällen wieder führen intrauterine oder paranatale Störungen die vaskuläre Dekompensation herbei.

Bevor wir auf Fragen pathogenetischer Zusammenhänge bei der Porencephalie eingehen, seien in Kürze die in der Literatur erscheinenden Theorien diskutiert. Die ursprüngliche Mißbildungstheorie, seinerzeit besonders vertreten von Marchand, v. Kahlden und Schattenberg, ging von der Annahme einer primären Hemmungsbildung mit Verdünnung des Hirnmantels aus. Zingerle, der sehr eingehende und aufschlußgebende Untersuchungen vornahm, lehnte diese Auffassung ab. Er stellte als erster die Neigung zu symmetrischer Bildung der Pori fest, wobei der Defekt auf der anderen Seite zumindest in der Form eines „kleinen Herdes“ nachgewiesen werden könnte. Ferner richtete er erstmalig die Aufmerksamkeit auf die stets vorkommenden, narbigen Veränderungen in der Nähe der Pori, aber auch an entfernter gelegenen Stellen. Gerade die letzteren sprechen nach Zingerle eindeutig gegen die Mißbildungstheorie. Als erster wies Oekonomakis in einer heute vergessenen Arbeit auf die Wahrscheinlichkeit einer etappenweisen Entstehung der Pori hin. Sie bilden sich nach Ansicht des Verf. auf dem Boden einer mangelhaft vaskularisierten Mikrogryrie. Porus und Mikrogryrie seien aber Ausdruck der gleichen Störung, nämlich eines vorangegangenen, arteriellen Prozesses, vorwiegend im Gefäßversorgungsgebiet der Arteria cerebri media. Jacob, der die Porencephalie im Zusammenhang

mit den circumscribten Migrationsstörungen bespricht, kommt in Anlehnung an v. Kahlden und Schattenberg zu dem Ergebnis, daß der Porencephalie eine umschriebene und primäre Störung des Dickenwachstums des Hemisphärenmantels zugrunde liegt. Die seinerzeit schon von Kundrat dargelegte Anschauung über die genetische Einheit aller fetal oder postnatal entstandenen Höhlenbildungen im Groß- und Kleinhirn wurde später besonders von Siegmund und Schwartz wieder aufgegriffen, wobei ersterer schließlich jeden cystischen Defekt des Hirnmantels, der auf dem Boden einer aseptischen Gewebsnekrose entstand, unter dem Begriff der Porencephalie subsummiert. Da diese Erkenntnisse vorwiegend auf Grund umfangreicher Untersuchungen an geburts-traumatisch geschädigten Säuglingen gewonnen wurden, so können sie — so richtunggebend sie auch für die Erforschung paranataler Hirnstörungen geworden sind — für unsere Probleme weitgehend vernachlässigt werden. Hallervorden und Meyer stellen, wie eingangs erwähnt, fest, daß die Porencephalie eine typisch exogene Schädigung infolge von Kreislaufstörungen ist. Sie stützen sich dabei auf Spatz, der auf Grund experimenteller Rückenmarksdurchschneidungen beim neugeborenen Kaninchen die besondere Reaktionsweise des unreifen Nervengewebes aufdeckte. Demnach ist das im Aufbau befindliche Mark besonders empfindlich und geht bei Schädigungen rasch und in großem Umfang zugrunde, wobei auch die Hirnrinde mit einbezogen wird. Dadurch könne das Wachstum gehemmt und in der Umgebung die Anlage der Furchen beeinflusst und die Architektonik der Rindenschichten gestört werden. Es läge in der Natur der Schädigung, daß sie anfänglich viel ausgedehnter sei, als es dem verbleibenden Restzustand entspreche. Erst mit der weiteren Reifung gegen die Zeit der Geburt würden die Entwicklungsanomalien immer mehr zurücktreten und schließlich ganz ausbleiben. Mit der fortschreitenden Differenzierung könnten dann reparatorische und narbenbildende Vorgänge einsetzen. Nach unseren Untersuchungsergebnissen sind diese Erkenntnisse, deren Richtigkeit insbesondere für die später entstandenen Höhlenbildungen unbestritten ist, für die echte Porencephalie nur sehr eingeschränkt anwendbar. Es ist unseres Erachtens nicht anzuzweifeln, daß bei der Porencephalie primär die Migrationsstörungen vorliegen und diese nicht im Zuge der Entstehung der ersteren zur Ausbildung gelangen. Nur für die durch die Fehlvascularisation an sich begünstigten Kreislaufstörungen gelten die formalgenetischen Prinzipien Hallervordens und Meyers insofern, als auch bei den großen Pori narbige Veränderungen immerhin bescheiden in den Hintergrund treten und somit angenommen werden muß, daß große Teile des Hirnmantels spurlos zugrunde gegangen sind.

Yakovlev und Wadsworth haben in jüngster Zeit wieder die ursprüngliche Mißbildungstheorie aufgegriffen und vorgeschlagen, die mißverständliche Bezeichnung Porencephalie überhaupt aufzuheben und durch die von ihnen eingeführte Schizencephalie zu ersetzen. Nach diesen Autoren handelt es sich bei den angeborenen, symmetrischen Spaltbildungen des Hirnmantels um die Folge einer in den ersten zwei Embryonalmonaten auftretenden, umschriebenen Wachstums- und Differenzierungsstörung. Charakteristisch seien dafür die an Praedilektionsstellen (entsprechend den Primärfurchen) vorliegenden Spaltlinien, die vom Ventrikel bis zur Ober-

fläche reichen, aus einem Pia-Ependymsaum bestehen und narbige Veränderungen vermissen lassen. Wenn letztere auftreten, so seien sie das Zeichen einer späteren Kreislaufschädigung. Man unterscheide Spalten mit geschlossenen und solche mit geöffneten Lippen und Hydrocephalus. Letztere entsprechen der Porencephalie im ursprünglichen Sinne. Soweit uns aus der Beschreibung der Befunde eine Beurteilung möglich ist, sind diese Säume offenbar mit den von uns gefundenen, tief tretenden Molekularsäumen zwischen den Mikroggyrien identisch, entlang derer auch unserer Erachtens die „Spaltung“ eintritt. Nur handelt es sich, wie wir annehmen, nicht um eine primäre Spaltbildung des Hirnmantels, sondern um einen die circumscribed Migrationstörung fast immer begleitenden Befund. Der von Yakovlev und Wadsworth mit Nachdruck geforderten Trennung der später entstandenen Höhlenbildungen von der Schizencephalie und deren Bezeichnung als encephaloklastische Porencephalien möchten wir uns, wie es im angloamerikanischen Schrifttum allgemein gebräuchlich ist, anschließen. Marburg, Rezek und Marks haben die Lehre von der Schizencephalie zu widerlegen versucht und auf Grund ihrer eigenen Untersuchungen die Ansicht vertreten, daß es sich bei der Porencephalie meist um Folgen von Thrombosen und Phlebostasen handelt. Yakovlev und Wadsworth haben mit Recht darauf erwidert, daß gerade bei den als Gegenbeweis angeführten Fällen typische encephaloklastische Porencephalien vorliegen.

Von weiteren Befunden, die bei der echten Porencephalie fast stets angetroffen werden, müssen in diesem Zusammenhang noch die innere Hydrocephalie und der Defekt des Septum pellucidum besprochen werden. Die Hirnkammern sind bei unserem Material vorzüglich dort ausgeweitet, wo der Porus einmündet, aber auch an den Stellen, wo der Porus durch eine Membran vom Ventrikel getrennt ist. (Im Pneumencephalogramm sieht man dann lediglich umschriebene, divertikelartige Ausbuchtungen im Kontur des entsprechenden Ventrikelabschnittes.) Die Massierung subependymär gelegener, grauer Heterotopien bedingt mitunter eine beträchtliche Verbreiterung des seitlichen Winkels der Hirnkammer. Die Ursache der darüber hinausgehenden, meist vorliegenden, allgemeinen Hydrocephalie ist nicht leicht zu erklären. Zum Teil dürfte sie durch eine mangelhafte Ausbildung des Hemisphärenmantels an sich bedingt sein (Vesiculocephalie von Benda), zum anderen Teil kann sie auch einer sekundären Reduktion der Marklager zugeschrieben werden (Hydrocephalus e vacuo). Diskutabel ist auch die Frage, ob die Porencephalie als Folge eines frühzeitigen Hydrocephalus auftreten kann. Wenn auch dagegen spricht, daß bei dem mit caudalen Dysraphien vergesellschafteten Mißbildungshydrocephalus bei unserem Material (10 Fälle) nie eine Porencephalie zur Beobachtung kam, so wäre immerhin denkbar, daß eine embryonale Ventrikel-

erweiterung die Abwanderung des Keimmaterials aus der Matrix hemmen könnte.

Enge Beziehungen bestehen auch zwischen der Porencephalie und dem Defekt des Septum pellucidum (12 von 15 eigenen Fällen). Wir haben uns mit der Problematik der sogenannten Agenesie des Septum pellucidum an anderer Stelle auseinandergesetzt und sind dabei zu folgenden, vorläufigen Ergebnissen gekommen: Die Frage nach der Formalgenese der Fehlbildungen des Septum pellucidum ist kaum zu beantworten, solange über seine Orthogenese keine einheitliche Auffassung besteht. Nach der einen hauptsächlich von Hochstetter vertretenen Richtung ist es ein Abkömmling der Kommissurenplatte, nach der anderen (Kappers, Villaverde und andere) ein Teil der medialen Hemisphärenwand. Unsere bisherigen Untersuchungen an 15 Fällen von Balkenmangel sprechen vorerst für die zweite Konzeption. Demnach kommt eine Agenesie, das heißt ein primärer Mangel des Septums, nur bei den Fehlbildungen mit mangelnder Hemisphärentrennung (Arhinencephalie oder besser univentrikuläre Prosencephalie Ostertag) in Betracht. Beim Balkenmangel ist das Septum stets in irgendeiner Form nachweisbar (Groß, Hoff und Kaltenbäck). Bei allen anderen Entwicklungsstörungen ist der Mangel des Septum pellucidum wahrscheinlich immer die Folge eines früh aufgetretenen Hydrocephalus. Tatsächlich lassen sich bei fast allen Fällen Reste des Septums zumindestens bei der mikromorphologischen Untersuchung feststellen. Teils ist es mit dem Nucleus caudatus verwachsen, teils findet es sich in Form dünner Stränge zwischen Fornix und Balken. Wir können daher die Auffassung de Morsiers nicht teilen, der eine Agenesie des Septums auch bei Fällen annimmt, die eine orthologische Trennung der frontalen Hemisphären zeigen. Erweitert gilt dies auch für die Porencephalie. Es kann daher Feld und Gruner nur bedingt zugestimmt werden, wenn sie annehmen, daß es sich bei der Schizencephalie und Septum—pellucidum—Agenesie um den Ausdruck einer gemeinsamen, wahrscheinlich dysraphisch ausgelösten Grundstörung handelt.

Noch schwieriger als das formalgenetische Problem der Porencephalie ist das ihrer Pathogenese zu lösen. Nach den Beobachtungen von Unterberg aus dem Institut von Ostertag scheint es sicher zu sein, daß bei einem Teil der Fälle endogene Faktoren eine Rolle spielen. Unterberg beschrieb ein familiäres Vorkommen von Porencephalie: Die Mutter wurde wegen einer gliotischen Cyste

erfolgreich operiert, und bei einem lebensunfähigen Sohn fand sich eine typische echte Porencephalie mit den begleitenden Migrationsstörungen. Hierher gehören schließlich auch die von Jacob mitgeteilten Befunde an mikrencephalen Geschwistern, die an identischen Stellen lateral vom Putamen circumscripte Migrationsstörungen aufwiesen, die, wie oben angeführt, von uns als Vorstufe der Porencephalie angesprochen werden. Bei unserem eigenen Material fand sich in der Anamnese kein Hinweis für das Vorliegen familiärer Fälle. Einmal ist eine oligophrene Mutter verzeichnet, ein anderes Mal wird über eine auffällige Häufung von Totgeburten berichtet. Interessant ist das zweimalige Vorkommen von Atresia ani in der Familie des ersten Falles (ohne eigentliche Porencephalie), doch liegen hier auch Störungen vor, die als dysraphisch angesprochen werden können (Agenesie von Teilen des Kommissurensystems und der Riechlappen). Auch dann, wenn es sich um eine Koppelung der Porencephalie mit anderen körperlichen oder cerebralen Verbildungen handelt, muß mit dem Vorliegen endogener (erbbedingter) Faktoren gerechnet werden (Ostertag). Hier ergaben sich bei unserem Material bemerkenswerte Einzelheiten, auf die nicht im Detail eingegangen werden kann, die aber darauf hinweisen, daß bei der echten Porencephalie, mehr als dies bisher angenommen wurde, endogene Momente eine Rolle spielen dürften. Wir fanden unter anderem je zweimal eine Trichterbrust, eine angeborene Hüftgelenksluxation und einen Kryptorchismus, je einmal einen Hypermelorismus, ein offenes Foramen ovale, eine gespaltene Uvula sowie eine stärkere Kyphoskoliose der Wirbelsäule verzeichnet.

Unter den äußeren Ursachen, die das Entstehen einer Porencephalie begünstigen können, müssen wir je nach dem Zeitpunkt ihrer Wirksamkeit unterscheiden zwischen solchen, die eventuell als auslösender Faktor für die circumscribten Migrationsstörungen in Betracht kommen, und solchen, die die zur Porusbildung führende Kreislaufstörung in Gang setzen. Anamnestische Anhaltspunkte für Schädlichkeiten, die in der Embryonalzeit wirksam waren (Embryopathien) und somit allein auf die Entstehung der zu dieser Zeit auftretenden, umschriebenen Migrationshemmungen Einfluß nehmen konnten, fanden sich bei unserem Material nicht. Um so häufiger liegen Hinweise für fetale oder paranatale Schädigungen vor. Besonders bemerkenswert erscheint uns das dreimalige Vorkommen eines Sturzes aus größerer Höhe (von einem hochbeladenen Heuwagen) in der zweiten Schwangerschaftshälfte (zweimal im

6. Monat, einmal ohne nähere Angabe eines Zeitpunktes). Es muß dies besonders deswegen hervorgehoben werden, weil eine derartige Angabe unter unseren insgesamt 546 Fällen nur bei diesen drei Fällen mit Porencephalie vorlag! (Stürze als auslösende Ursache werden im übrigen auch von Bourneville und Dausiac angeführt.) Die durch den Sturz verursachte Anoxie des fetalen Gehirns wird natürlich in erster Linie in dem an sich mangelhaft vaskularisierten Gebiet der circumscripiten Migrationshemmung zur Nekrose führen. Die Migrationshemmung selbst muß aber zu diesem Zeitpunkt längst vorgelegen haben! Als weitere mögliche Schädlichkeit sind bei unserem Material dreimal eine Geburtsasphyxie, einmal eine Eklampsie der Mutter angeführt. Die Asphyxie kann einerseits die Folge des primär fehlgebildeten Gehirns sein, andererseits durch die damit verbundene Anoxie die Porusbildung selbst herbeiführen.

Schlußfolgerungen

Nach den Ergebnissen unserer Untersuchungen an 15 Fällen ist die echte Porencephalie charakterisiert durch Spaltbildungen des Hirnmantels, die vom Subarachnoidealraum bis in den Ventrikel reichen oder von diesem durch eine an ihrer Oberfläche narbig-glös veränderte Membran getrennt sind. Die Spalten sind stets von circumscripiten Migrationsstörungen umgeben, deren teratogenetischer Terminationspunkt nach Jacob vor dem 3. Embryonalmonat liegt. Sie sind mit Jacob als multilokuläre Partialfehlbildungen des Hirnmantels aufzufassen und sind unseres Erachtens der morphologisch faßbare Ausgangspunkt der Porusbildung überhaupt. Man findet sie vorzüglich in dem dem seitlichen Winkel der Seitenventrikel benachbarten und lateral vom Hinterhorn gelegenen Marklager sowie als ein von der dorsalen Opercularrinde ausgehender, versenkter Windungszug im Rahmen einer von uns als Claustrum-Insel-dysmorphie beschriebenen Fehlbildung. Wir nehmen an, daß die von der Pia her erfolgende Vaskularisation der tief gelegenen, auf der Wanderung zur Oberfläche im Mark steckengebliebenen, dysmorphen Rindenmassen unter besonders schwierigen Umständen vor sich geht. Sie kann anscheinend nur entlang der die mikroglyren Rindenzüge verbindenden Molekularsäume erfolgen. Mit den in die Tiefe vordringenden Gefäßen wird auch piales Gewebe mitgenommen und dadurch eine abnorme, übermäßige Gyration eingeleitet. Diese pathologische Mesenchymation umschriebener Hirnwandabschnitte trägt bereits den Keim zu späteren, nekrotisierenden Pro-

zessen in sich, da die Sauerstoffversorgung schon im vornherein erschwert und Belastungen nicht gewachsen zu sein scheint. Am Grunde der weit in die Tiefe reichenden Furchen kommt es an der Grenze zwischen Gefäß-Piakeil und Molekularschichte sowie entlang der versenkten Windung der Claustrum-Inseldysmorphie an sich leicht zu kleineren anoxischen Nekrosen. Bei stärker wirkenden, fetalen oder paranatalen Schädlichkeiten führt die Kreislaufdekompensation in den betroffenen Gebieten zu größeren Höhlenbildungen, wobei infolge der von Spatz beschriebenen, besonderen Reaktion des in Ausbildung stehenden Hirngewebes große Teile des Hirnmantels fast spurlos verschwinden können. Am Rande des Defektes bleiben aber stets Teile des migrationsgestörten Gebietes über.

Es handelt sich somit bei der echten Porencephalie um einen in der Embryonalzeit mit Migrationsstörungen einsetzenden Prozeß, bei dem es durch die damit verbundene Fehlvascularisation zu Kreislaufstörungen und damit zu Spaltbildungen des Hirnmantels kommen kann. Dieser Prozeß, bei dem ursächlich auch endogene (hereditäre) Faktoren in Betracht kommen, darf nicht mit den allein auf Grund para- oder postnataler Schädigungen entstandenen Höhlenbildungen identifiziert werden. Für diese Formen wäre die Bezeichnung Porencephalie allein besser zu vermeiden und durch die von Yakovlev und Wadsworth eingeführte encephaloklastische Porencephalie zu ersetzen. Da jedoch nach unseren Untersuchungen bezweifelt werden muß, daß bei der Porencephalie eine primäre Wachstumsstörung des Hirnmantels mit einem von vornherein vom Ventrikel zur Oberfläche reichenden Pia-Ependymraum, entlang dieses es zur Spaltbildung kommen kann, vorliegt, so trifft die von Yakovlev und Wadsworth vorgeschlagene Bezeichnung Schizencephalie nicht das Wesen dieser Entwicklungsstörung.

Mit der Charakterisierung eines zwar meist mit dem Ende der Schwangerschaft abgeschlossenen Prozesses an verschiedenen Stellen des Hirnmantels ist die Porencephalie ein typisches Beispiel für die jüngst von Jacob beschriebene Verlaufspathologie bei Entwicklungsstörungen des Zentralnervensystems. Jacob zeigt in seiner grundlegenden Arbeit auf, wie die schon in der primären Fehlbildung begründete Disharmonie überlagernde Vorgänge zur Auslösung bringen kann. Ein Teil der unmittelbar auf die teratologische Terminationsperiode folgenden, intrauterinen

Sekundärveränderungen können als sekundär-konsekutive Dysgenesien aufgefaßt werden. Die durch die Vaskularisationsschwierigkeiten bedingten Störungen, die zur eigentlichen Porencephalie führen, wären mit Jacob als sekundärer Adaptionsprozeß anzusprechen.

Zusammenfassung

Auf Grund morphologischer Untersuchungen an 15 eigenen Fällen wird festgestellt, daß es sich bei der echten Porencephalie um einen in der Embryonalzeit mit circumscribten Migrationsstörungen einsetzenden Prozeß handelt. Infolge von Vaskularisationsschwierigkeiten kommt es in den fehlgebildeten Gebieten zu nekrotisierenden Vorgängen, die zur Spaltbildung des Hirnmantels führen können.

Unserer technischen Assistentin Frau Margarete Aigner möchten wir auch an dieser Stelle für die sorgsame Anfertigung der histologischen Präparate unsere Anerkennung aussprechen.

Schrifttum

- Beck, E.: Morphogenie der Hirnrinde. Monogr. a. d. Ges. Geb. d. Neur. u. Psych. **69**, Springer Berlin 1940.
- Benda, C. E.: Developmental Disorders of Mentation and Cerebral Palsies. Grune & Stratton New York 1952.
- Brodmann: zit. n. Economo u. Koskinas.
- Bourneville: zit. n. v. Kahlden.
- Diezel, P. B.: Mikrogryie infolge cerebraler Speicheldrüsenvirusinfektion im Rahmen einer generalisierten Cytomegalie bei einem Säugling. Virchows Archiv **325** (1954) 109.
- Dausiac: zit. bei v. Kahlden.
- Dodgson, M. C. H.: A Congenital Malformation of Insular Cortex in Man, Involving the Claustrum and Certain Subcortical Centres. J. Comp. Neurology **102** (1955) 341.
- Economo, C. v., u. Koskinas, G. N.: Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. Springer, Wien und Berlin 1925.
- Feld, M., et Gruner, J.: Sur deux cas de porencéphalie hémisphérique malformative associée a une agénésie septale. La Presse Médicale **65** (1957), 329.
- Feremutsch, K., u. Grünthal, E.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und normalen Anatomie des Gehirns. S. Karger Basel und New York 1952.
- Groß, H., u. Kaltenbäck, E.: Über eine eigenartig kombinierte Hirnmißbildung (Die Septum-pellucidum-Transposition als Ursache einer frontalen Pseudo-Monoventrikulie). Morphol. Jb. **98** (1957) 263.

- Groß, H., Hoff, H., u. Kaltenbäck, E.: Über die wichtigsten Fehlbildungen der telencephalen Hirnkammern. *Wiener Z. f. Nervenheilk.* **16** (1959).
- Hallervorden, J., u. Meyer, J. E.: Cerebrale Kinderlähmung. In *Handbuch der spez. pathol. Anatomie von Henke, Lubarsch, Rössle XIII/4*. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956.
- Heschl: zit. n. Kundrat.
- Hochstetter, F.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns. I. Deuticke, Wien und Leipzig 1919.
- Jacob, H.: Faktoren bei der Entstehung der normalen und entwicklungs-gestörten Hirnrinde. *Z. f. Neur.* **155** (1936) 1.
- Eine Gruppe familiärer Mikro- und Mikrencephaler. *Z. f. Neur.* **156** (1936) 633.
- Genetisch verschiedene Gruppen entwicklungsgestörter Gehirne. *Z. f. Neur.* **160** (1938) 615.
- Die feinere Oberflächengestaltung der Hirnwindungen, die Hirnwarzenbildung und Mikropolygyrie. *Z. f. Neur.* **170** (1940) 64.
- Verlaufspathologie bei Entwicklungsstörungen des Zentralnervensystems. *Fortschritte d. Neur.* **26** (1958) 120.
- Kahlden, C. v.: Über Porencephalie. *Beitr. z. Pathol. Anatomie* **18** (1895) 231.
- Kappers, C. U. A., Huber, G. C., and Crosby, E. C.: *The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates Including Man*. Vol. II, S. 409. The Macmillan Comp., New York 1936.
- Kleinsasser, O.: Heterotopien grauer Substanz im Großhirn. *Neue Österr. Z. f. Kinderheilk.* **1** (1956) 235.
- Kundrat, H.: *Die Porencephalie*. Leuschner & Lubensky, Graz 1882.
- Macchi, G.: zit. n. Dodgson.
- Marburg, O., Rezek, Ph., and Marks, M. B.: Porencephaly II Studies in Phlebostasis and Phlebothrombosis. *J. Neuropath.* **4** (1945) 43.
- Marchand: zit. n. Hallervorden und Meyer.
- Morsier, G. de: Agénésie du septum lucidum avec malformation du tractus optique. *Schweizer Arch. f. Neur.* **77** (1956) 267.
- Oekonomakis, M.: Über mikrogyrische Verbildungen der Großhirnoberfläche und ihre Beziehungen zur Porencephalie. *Arch. f. Psychiatrie* **39** (1905) 676.
- Ostertag, B.: Mißbildungen. In *Handbuch der spez. Pathol. Anatomie von Henke, Lubarsch, Rössle*. Band XIII/4. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956.
- Ranke: zit. n. Schob.
- Rose: zit. n. Beck.
- Schattenberg: zit. n. Zingerle.
- Schob, F.: *Pathologische Anatomie der Idiotie*. In *Handbuch der Geisteskrankheiten von Bumke*, Band XI. Springer, Berlin 1930.
- Schwartz, Ph.: Die traumatischen Schädigungen des Zentralnervensystems durch die Geburt. *Ergebn. d. Inneren Med.* **31** (1927) 165.
- Seitz: zit. n. Schob.

- Siegmund, H.: Die Entstehung von Porencephalien und Sklerosen aus geburtstraumatischen Hirnschädigungen. *Virchows Archiv* **241** (1923) 237.
- Spatz, H.: Über eine besondere Reaktionsweise des unreifen Nervensystems. *Z. f. Neur.* **53** (1920) 363.
- Unterberg: zit. n. Ostertag.
- Villaverde, J. M. de: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Balkens. *Schweizer Arch. f. Neur.* **4** (1918) 45.
- Yakovlev, P. I., and Wadsworth, R. C.: A Study of the Congenital Clefts in the Cerebral Mantle. *J. of Neuropath.* **5** (1946) 169.
- Zingerle, H.: Über Porencephalia congenita. *Z. f. Heilkunde* **25** (1905) 295.

Dr. Heinrich Groß,
Dr. Elfriede Kaltenbäck,
Heil- und Pflegeanstalt der Stadt Wien
„Am Steinhof“
Wien XIV, Baumgartnerhöhe 1

Die funktionelle Bedeutung des elastisch-muskulären Systems in den Kranzarterien¹

Von
A. Puff

Mit 11 Abbildungen

(Eingegangen am 14. Juli 1959)

Goerttler hat die Hypothese aufgestellt, daß jede Arterie auch einen ihrer besonderen Funktion entsprechenden Bau besitzt, und nimmt daher an, daß es bei den Arterien vom muskulären Typ verschiedene Bauformen gibt. Das trifft auch für die Coronararterien zu. Das besondere Strukturprinzip ihrer Wand ist jedoch nicht vollständig geklärt. Nur Spalteholz, Hochrein und Duancie haben das Problem angeschnitten.

Bei meinen Zeitlupenfilmstudien über den Kontraktionsmechanismus der rechten Herzkammer erhob sich nun aber die Frage, ob diesen Arterien nicht auch mechanische Aufgaben im Dienste der Herzdynamik zukämen. Ihr Verlauf um die Ostien herum läßt die Vorstellung zu, daß sie sich bei Füllung versteifen und damit wie ein zusammengerollter Gartenschlauch wirken, den man abklemmt und dann wieder durch einen plötzlichen Stoß mit Wasser füllt, wobei er sich aufrollt.

Man kann sich vorstellen, daß die Weitstellung des Atrioventrikularrings während der Diastole dadurch unterstützt wird.

Ich habe im Experiment die rechte Kranzarterie so gedrosselt, daß die Blutversorgung der Kammer eben noch gewährleistet war. Die Weitstellung und Versteifung des Atrioventrikularostiums zu

¹ Herrn Professor Dr. Dabelow zum 60. Geburtstag in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.

Beginn der Diastole bleibt dann, wie der Zeitlupenfilm zeigt, aus, so daß der Füllungsmechanismus der Kammer gestört wird.

Diese mechanischen Aufgaben der Coronararterien und ihr unterschiedliches pharmakologisches Verhalten zwingen zu erneuter Strukturuntersuchung.

Das kennzeichnendste Merkmal der Coronararterien ist die besondere Ausprägung der Intima. Sie ist im Gegensatz zu der der übrigen Körperarterien außerordentlich dick und weist regelmäßig eine kräftige Längsmuskulatur endothelwärts der Membrana elastica interna auf. Eine solche Längsmuskulatur in der Intima findet sich sonst kaum an Arterien (Abb. 1).

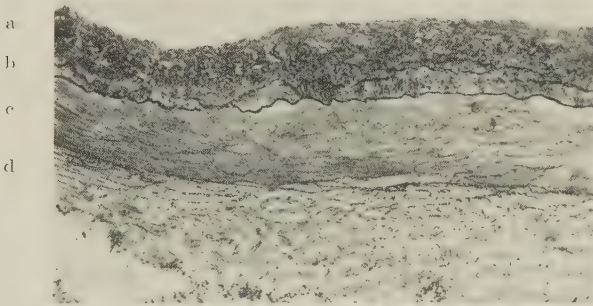


Abb. 1. Querschnitt durch einen epicardialen Kranzgefäßabschnitt.
a = Intima; b = Membrana elastica interna (zum Teil gespalten); c = Media; d = Adventitia

Endholm rechnet diese Längsmuskelzüge zur Media, die durch ein elastisches Blatt in eine innere longitudinale Schicht und in eine äußere, etwas dünnere geteilt wird. Die meisten anderen Autoren (Benninghoff, 1930; Hiyeda, 1925; Bonnet, 1907; Parade, 1933; Condorelli, 1932; Spalteholz und Hochrein, 1932) ordnen die Längsmuskelschicht der Intima zu. Diese Intimaverdickung mit Ausbildung von Längsmuskelfasern nimmt mit fortschreitendem Alter immer mehr zu und ist spätestens im 3. bis 4. Lebensjahr nachzuweisen (Wolkoff, 1932, und Condorelli, 1932). Nach Wolkoff, Benninghoff, Spalteholz und Hochrein findet sich diese eigenartige Intimaverdickung in den kleinen intramuralen Ästen nicht (Abb. 2).

Eben diese Gefäßstrecken ähneln im übrigen sehr denen der anderen Körperarterien gleichen Kalibers.

Eine Ausnahme hiervon bilden die Papillarmuskelarterien, die nach Bucher (1959), Ortmann (1958) und Waibel (1957) eine deutlich ausgeprägte Längsmuskulatur aufweisen.

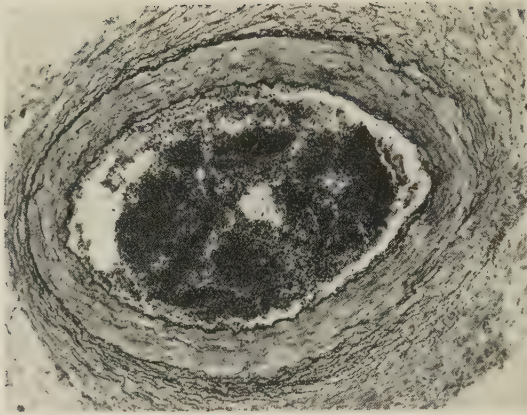


Abb. 2. Intramuraler Coronargefäßabschnitt (keine Intimaverdickung!).

Mit verschiedenen mikroskopischen Techniken und Makro-Mikro-Methoden habe ich in der vorliegenden Arbeit versucht, die Systemzusammenhänge darzustellen, die die glatte Muskulatur und die elastischen Elemente der Kranzgefäßwand betreffen. Zur Untersuchung kamen Herzen junger Männer zwischen 30 und 40 Jahren ohne krankhafte Veränderungen (Unfallmaterial).

Methodik

1. Paraffin-Längs-, Quer- und Tangentialschnitte durch die Gefäßwand. Färbung nach Volkmann-Strauss elastica.
2. Kontrollstücke der jeweiligen Gefäßabschnitte wurden auf folgende Weise weiterbehandelt:

Wässerung des formolfixierten Präparates 24 Stunden; über aufsteigende Alkoholreihe bis zum absoluten Alkohol.

Unter der Stereolupe wurde das Gefäßrohr im Alkoholbad auf der myocardialen Seite aufgeschnitten und Intima und Media zusammen aus der Adventitia herausgeschält. Das Intima-Media-Stück wird zwischen plangeschliffenen Bimssteinplättchen von 2 bis 3 mm Dicke ausgespannt, in dieser Montage über Benzol getrocknet und in eine Mischung von Tetralin und Naphthalin eingebracht. Dieses Gemisch war mit seinem Brechungsindex auf den Brechungsindex der Bindegewebsfasern eingestellt. Zur kontrastreicheren Darstellung der Muskelfasern Stückfärbung der Häutchen nach der Präparation in Eisenhämatoxilin. Einschließen der so vorbehandelten Häutchen auf einem Objektträger in einem Tropfen des Tetralin-Naphthalin-Gemisches.

Mikroskopische Beobachtungen bei mittlerer Vergrößerung. Rekonstruktion des Muskelfaserverlaufes durch farbige Wollfäden auf Zelluloidfilm.

Diese Filme werden schichtweise übereinandergedeckt und zu einem Rohr geschlossen. Durch diese Rekonstruktionsmethode lassen sich die im histologischen Präparat erhobenen Befunde in den Gesamtbauplan einordnen.

3. In einer weiteren modifizierten Methode wurden die Gefäße von der myocardialen Seite aufgeschnitten und wiederum zwischen plangeschliffene Bimssteinplättchen ausgespannt und über die Alkoholreihe in Paraffin eingebettet. Achsenparallele Flachschnittserie durch sämtliche Wandschichten vom Endothel zur Adventitia.

Befunde

Die Coronararterien erhalten ihre besondere Prägung durch die spezifische Ausbildung eines elastisch-muskulären Systems in der Intima. Die Intimaverdickung nimmt im epicardialen Verlauf der Arterie von proximal nach distal ab. Sie ist an der Konvexität der Gefäßbogen am deutlichsten. Sie fehlt in den intramuralen Coronararterien und im Ramus interventricularis posterior (Hiyeda, 1925), also am Kontaktfeld des Herzens zum Zwerchfell, wo während der Herzaktion keine Längenänderungen der Gefäße stattfinden (Abb. 3).

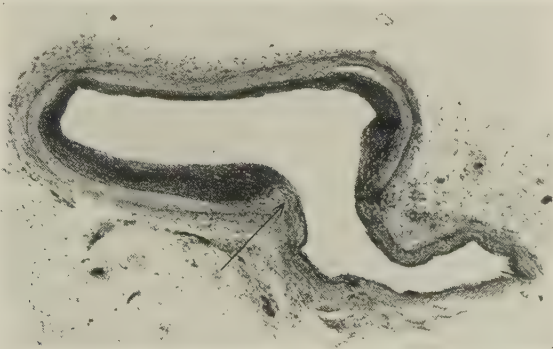


Abb. 3. Übergang einer epicardialen Gefäßstrecke in eine intramurale. Plötzliches Aufhören der Intimaverdickung am Übergang in den intramuralen Abschnitt (siehe Pfeil).

Die breite Intimaschicht enthält endothelwärts kräftige längsachsenparallele Muskelzüge (Abb. 4).

Je näher die Muskelzüge der Intima der *Elastica interna* liegen, um so mehr weichen sie vom reinen Längsverlauf ab und bilden Steilschrauben. Diese Fasern inserieren eindeutig in der *Membrana elastica interna*. Die *Elastica interna* ist gut ausgeprägt und stellenweise in eine Doppellamelle gespalten (Abb. 5a und b.)

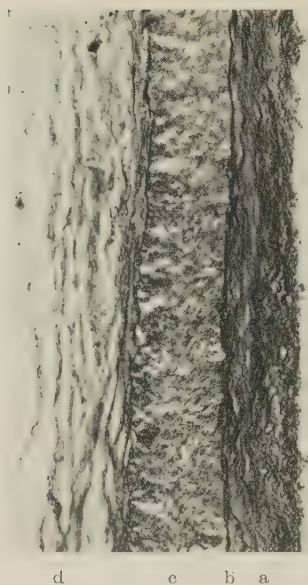
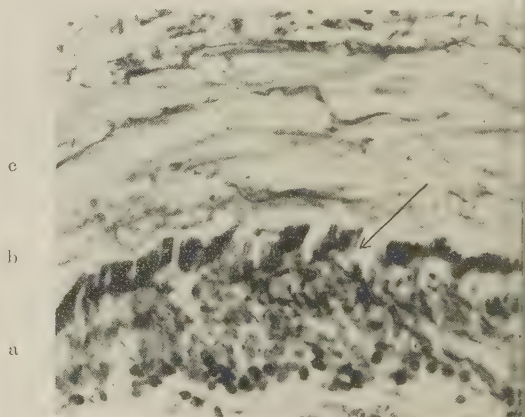


Abb. 4. Längsschnitt durch einen epicardialen Kranzgefäßabschnitt.
 a = Intima mit elastischen Fasern und längsachsenparallelen glatten Muskelzügen
 b = Membrana elastica interna; c = Media; d = Adventitia



A



B

Abb. 5A und 5B. a = Intima; b = Membrana elastica interna; c = Media
 Die Einstrahlung der Intima-Steilspiralen in die Membrana elastica interna ist durch Pfeile
 markiert. Bei *) *) ist die Spaltung der Membrana elastica interna in eine Doppellamelle
 deutlich.

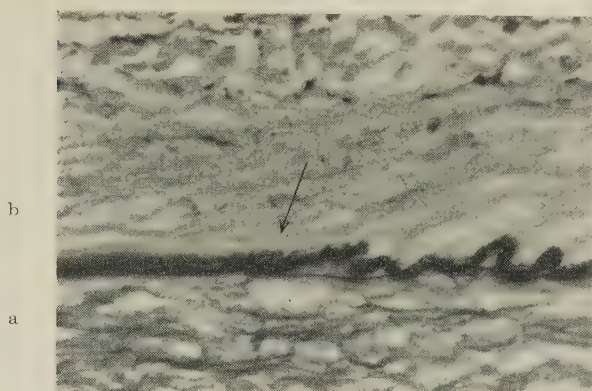


Abb. 6. a = Intima; b = Media
Einstrahlung der Mediaspiralen in die Membrana elastica interna von außen her.

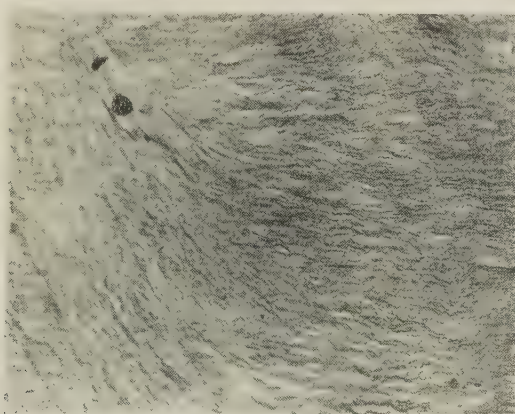


Abb. 7. Flachschnitt. Übergang der mehr zirkulär verlaufenden Mediaspiralen in ihre steileren Abschnitte.

Die Muskelfasern der Media verlaufen in Nachbarschaft der Adventitia in flachen Spiralen. Zur Elastica interna hin gehen diese mehr zirkulär verlaufenden Fasern wieder in Steilspiralen über, die nun von außen her an der Membrana elastica interna inserieren. (Abb. 6, Abb. 7 und Abb. 8)

Über die Struktur der Membrana elastica interna geben uns Tangential- und Flachschnitte Auskunft. Es handelt sich bei dieser Membran um ein rhombisches, elastisches Gitternetz, bei dem die

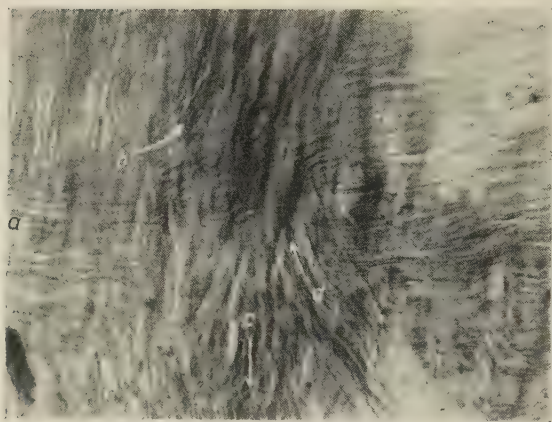


Abb. 8. Totalpräparat der Intima und Media.

a = zirkuläre Mediafasern; b = Steilspiralen der Media; c = longitudinale Intimafasern;
d = Steilspiralen der Intima

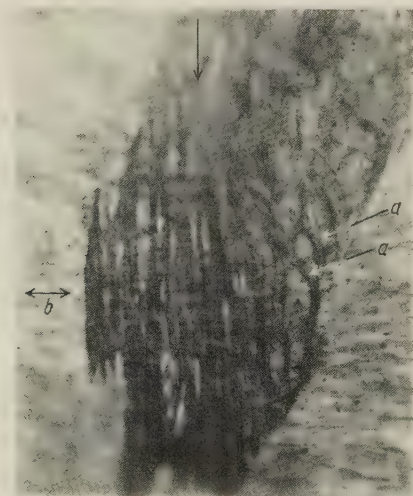


Abb. 9. Flachschnitt durch die Membrana elastica interna mit Einstrahlungen der Intimasteilspiralen (a). Zirkuläre Mediafasern (\longleftrightarrow), Richtung der Gefäßachse (\downarrow).

größere Diagonalachse der Rhomben der Gefäßachse parallel verläuft (Abb. 9).

Wenn es vielleicht auch gelungen ist, den Systemzusammenhang zwischen Muskulatur und elastischen Elementen in der Wand der epicardialen Kranzgefäße genauer zu analysieren, so ist eine funk-

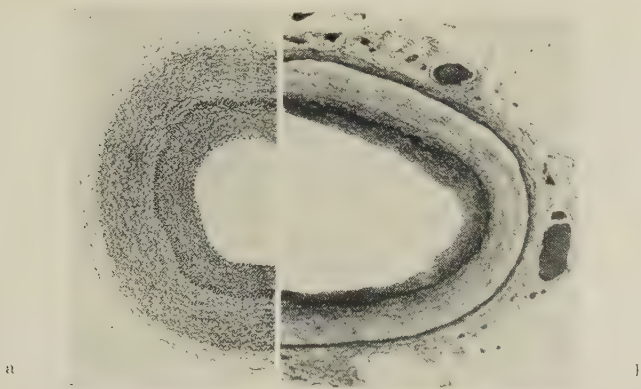


Abb. 10. a = Kaninchenkarotis nach Jores (1930), 20 Tage nach der Unterbindung im proximalen Abschnitt Ausbildung einer kräftigen Intimaverdickung; b = zum Vergleich epicardialer Gefäßabschnitt vom Menschen.

tionelle Deutung bei der komplexen Natur und Vielseitigkeit der Funktionen der epicardialen Kranzgefäße außerordentlich schwierig.

Funktionelle Deutungen

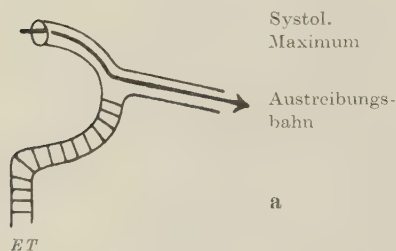
Die epicardialen Kranzgefäße zeigen histologisch eine auffallende Ähnlichkeit mit einem Arterienabschnitt oberhalb einer Ligatur (Abb. 10).

Durch die Herzmuskelkontraktion wird am Übergang der epicardialen Abschnitte in die intramuralen der Coronarfluß jeweils unterbrochen und bei der Erschlaffung des Herzmuskels wieder freigegeben. Es liegt demnach eine intermittierende Stenose vor.

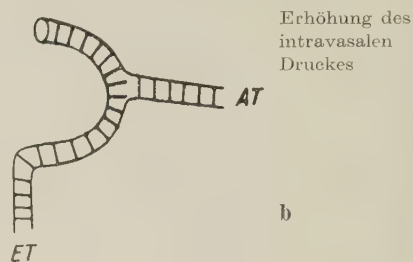
Die Verhältnisse werden dadurch noch kompliziert, daß die einzelnen Abschnitte der Kammer sich nicht gleichzeitig, sondern in einer ganz bestimmten Reihenfolge kontrahieren und deshalb jeweils nur Teile des peripheren Systems durchströmt sind. Die Verteilung und Regulation geschieht mechanisch durch die sich kontrahierende Kamtermuskulatur selbst, so daß die entfaltende Wirkung der Strompulsquelle nur in den gerade zur Entfaltung bereiten Kammerabschnitten zur Auswirkung kommt.

Nach Hochrein, Tigerstedt und Gregg soll der Coronarstrom zwei Maxima besitzen, eines am Anfang der Systole und das andere am Anfang der Diastole. Das sogenannte „systolische Maximum“ ist in Wirklichkeit nicht durch die Kammer systole, sondern noch durch die ausklingende Windkesselwirkung der Aorta bedingt. Die hier gemessene Strömungszunahme

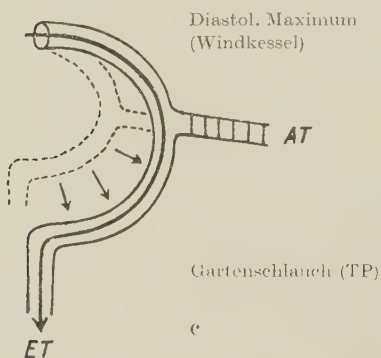
QR (Kontraktion der Einströmungsbahn und Entfaltung der Austreibungsbahn)



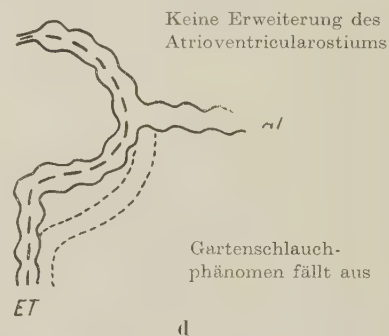
RST (Kontraktion der Einströmungsbahn und Austreibungsbahn)



TPQ (Entfaltung der Einströmungsbahn bei anhaltender Kontraktion der Austreibungsbahn)



TPQ (nach Coronardrosselung)



Verlauf der rechten Kranzarterie zu ET und AT (nach Spalteholz)

Abb. 11. Während der einzelnen Phasen der Kammerkontraktion werden jeweils nur Teile der peripheren Gefäßbahnen durchströmt, so daß die Pulsdruckwelle nur in den sich gerade entfaltenden Kammerwandabschnitten voll zur Geltung kommt. Schematische Darstellung der Entfaltungsphasen. Rechte Kranzarterie mit Ästen für die Austreibungsbahn und für die Einströmungsbahn schematisch.

im Stamm der Coronararterien wird durch die Lösung der intramuralen Drosselung im Austreibungsteil der Kammer hervorgerufen. Der Coronareinstrom unterstützt die Entfaltung der Austreibungsbahn. Zeitlich kann man dieses Maximum der Q-R-Strecke im EKG zuordnen (vgl. Abb. 11a).

Von R bis T, also in der zweiten Phase der Systole, sind alle intramuralen Gefäßstrecken gedrosselt, da Einstromungs- und Austreibungsbahn beide kontrahiert sind. Das entspricht dem Tigerstedtschen Minimum auf der Höhe der Systole. In den epicardialen Coronargefäßen wird jetzt der intravasale Druck erhöht (Abb. 11b).

Während der T-Q-Strecke im EKG hält die Kontraktion der Austreibungsbahn zunächst bei allmählicher Erschlaffung und Entfaltung der Einstromungsbahn an. Die Conusarterien sind gedrosselt, so daß die entfaltende Wirkung (Gartenschlauchphänomen) nur in dem Einstromungsteil voll zur Geltung kommt (Abb. 11c). Dieser Entfaltungsfaktor fällt nach einer Coronardrosselung weg (Abb. 11d).

Ein Vergleich des elastisch-muskulösen Systems in der Aorta und in der Intima der Kranzarterien ist aufschlußreich.

Das vorwiegend zirkulär angeordnete System in der Aortenwand speichert den systolischen Druckzuwachs umkehrbar. Die passiven Dehnungen werden als sogenannte Windkesselwirkung zum Strömungsantrieb verwendet (Benninghoff, 1930).

Demgegenüber bildet dieses System in der Intima der Kranzarterien eine Längsstruktur.

In der Kammerdiastole werden die Kranzarterien durch die Windkesselwirkung der Aorta gefüllt und gestreckt. Das vorwiegend in der Längsrichtung der Gefäßachse ausgerichtete elastische System der Intima wird dabei gedehnt und in Spannung versetzt; es speichert Energie, die es in der Systole wieder abgibt, so daß sich die Coronargefäße wieder verkürzen. Zu Beginn der Systole kommt es zu einer konzentrischen Einschnürung der atrioventrikulären Ostien. Dabei muß auch der Coronarring kleiner werden. So steht dieser Einschnürung der Ostien von seiten der Coronargefäße kein Widerstand entgegen, sie wird sogar durch die Verkürzung der Gefäße unterstützt.

Die Spannungserhöhung dieses Systems während der Füllung in der Diastole führt gleichzeitig zu der für die Entfaltung der Kammerbasis notwendigen Wandversteifung der Coronargefäße.

In Abschnitten, wo diese mechanischen Anforderungen nicht gestellt werden, z. B. im Bereich des Kontaktfeldes, ist die spezifische Ausbildung der Intima nicht nachzuweisen.

Durch ihre besondere Struktur sind die Coronararterien aber auch in der Lage, die plötzlich ansteigende Pulsdruckwelle aufzunehmen

und sich der ständigen Längen- und Krümmungsänderung während der Kammertätigkeit anzupassen.

Es ist anzunehmen, daß die Intima- und Mediamuskulatur mit ihrer Insertion an der *Elastica interna* für die Variationen der Wandspannung verantwortlich ist.

Ob die Muskulatur zu einer aktiven Weitstellung des Gefäßlumens in der Lage ist oder nur durch Vergrößerung der Wandspannung günstigere strömungsdynamische Verhältnisse schafft, die zu einer Erhöhung des Coronardurchflusses führen, sei dahingestellt.

Zusammenfassung

Die Coronargefäße unterscheiden sich von den übrigen Körperarterien vor allem dadurch, daß sie nicht nur Blutleiter darstellen, sondern auch wichtige mechanische Funktionen für die Herzdynamik zu erfüllen haben.

Die glatte Muskulatur der Media und der Intima stellen Spannungsmuskeln für das elastische System der *Elastica interna* und der Intima dar. Dieses elastische System ist in der Längsachse des Gefäßes ausgerichtet und nimmt die Längsspannungen und Längsdehnungen bei der Coronarfüllung auf. Die glatte Muskulatur reguliert den Eigenspannungszustand des Systems.

Schrifttum

- Anrep, G. V., G. S. Barsoum u. ä.: Khellin in der Behandlung der Angina pectoris Syndrome. *British Heart Journal* **8** (1946) 171.
- Anrep und Segall: Die Regulation des Coronarflusses. *Heart* **13** (1926).
- Barbour, H. G.: Die Struktur verschiedener Abschnitte des Arteriensystems in Beziehung auf ihr Verhalten auf Adrenalin. *Arch. exp. Path.* **68** (1912).
- Benninghoff, A.: Über die Anordnung der Fasersysteme in der Aorta. *Hdb. mikr. Anat. d. Menschen* **6** (1930).
- Bonnet: Über den Bau der Arterienwand: Über die *Arteria coronaria cordis* im *Sulcus transversus*. *Sitzungsberichte des Naturhistorischen Vereins des Preußischen Rheinlands und Westfalens* **39** (1907).
- Bau der Arterienwand. *Verh. d. Anat. Ges. München* 1912.
- Bretschneider, A. J.: Über den Mechanismus der hypoxischen Coronarerweiterung. *Bad Oeynhausener Gespräche* (1957), Springer Verlag (1958).
- Brügge: Physiologische Bemerkungen über die *Arteriae coronariae cordis*. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie in Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* **3** (1854) 345.
- Condorelli, L.: Struktureigentümlichkeiten der Coronararterien. *Steinkopff Verlag (Ernährung des Herzens)* (1932).
- Crainiciano, A. J.: *Virchows Arch. path. Anat.* **238** (1922) 1.
- Duancic, V.: Über die „paradoxe“ Wirkung des Sympathicus und Vagus auf die Kranzarterien. *Zschr. Kreislaufforschung*, **34. Jahrg.** (1942) 99.

- Entholm, G.: Über die Arteria coronaria cordis des Menschen. *Anat. Anz.* **40** (1912) 124.
- Fischer, H.: Über die funktionelle Bedeutung des Spiralverlaufes der Muskulatur in der Arterienwand. *Morph. Jb.* **91**, 3 (1951).
- Ganter, G.: Die Kranzarterien. *Hdb. d. normalen path. Physiologie* (1926) 387.
- Goerttler, K.: Die funktionelle Bedeutung des Baues der Gefäßwand. *Dtsch. Zschr. Nervenheilkunde* **170** (1953) 433.
- Grant: Über die Zirkulation im Myocard. *Method of Anatomy*, 4. Aufl. S. 543. William and Wilkons, Baltimore 1948.
- Green, H. D., and R. Wegria: Effects of Asphyxia, Anoxia and myocardial Ischaemia on the Coronary Blood Flow. *The American Journal of Physiology* **135** (1942).
- Gregg, W. E.: Physiologie der Coronarzirkulation. Bestimmung der Determinanten des Coronarflusses. Referat über den 3. Weltcardiologenkongreß Brüssel, 14. bis 21. Sept. 1958 (1958).
- Gross, L., und M. A. Kugel: Die arterielle Blutverteilung im rechten und linken Ventrikel des menschlichen Herzens. *American Heart Journal* **9** (1933) 165.
- Hasebroek: Extracardialer Kreislauf des Blutes, **1** (1914) 84.
- Hess, E. R.: Zunahme des dilatatorischen Effektes der Adrenalinwirkung peripherwärts (Barbour 1912). Regulierung des Blutkreislaufes. Verlag G. Thieme, Leipzig 1930.
- Hiyeda: *Journal of Oriental Medicine* **4** (1925) 17.
- Hochrein, M.: Der Coronarkreislauf. Verlag Julius Springer, Berlin 1932.
- Herzkrankheiten. **1** (1942) 16. Steinkopff Verlag, Dresden und Leipzig.
- Hochrein, M., J. Keller und R. Maneke: Die Durchströmung der Coronararterien. *Arch. exp. Path.* **151** (1930) 146.
- Hudson: Die extracardialen Anastomosen der Coronararterien. *Journal of Experimental Medicine*, **56** (1932) 919.
- Jores: *Hdb. spez. Path. und path. Histol.* Henke-Lubarsch **11** (1924) 685.
- La Allella, A.: Steuerung der Coronardurchblutung. *Bad Oeynhausener Gespräche* **11** (1957). Springer Verlag 1957.
- Langendorff, C.: Über die Innervation der Coronargefäße. *Zentralblatt für Physiologie* **21**, III (1907) 3.
- Merker, H.: Der Einfluß von Pharmaca auf die Sauerstoffversorgung des Herzmuskels. *Bad Oeynhausener Gespräche* **11** (1957). Springer Verlag 1958.
- Meyer, F.: Über die Wirkung verschiedener Arzneimittel auf die Coronargefäße des lebenden Tieres. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologie* (1912) 223.
- Morawitz und Zahn: Untersuchungen über den Coronarkreislauf. *Dt. Arch. klin. Medizin* **116** (1914) 389.
- Müller-Mohnsen: Die Strömungsverhältnisse in den Coronararterien und ihre Bedeutung für die Manifestierung der Coronarsclerose. *Probleme der Coronardurchblutung, Bad Oeynhausener Gespräche* **II** (1957). Springer Verlag 1958.

- Ortmann, R.: Experimentelle Strukturveränderungen in Papillarmuskelarterien des Meerschweinchens nach Diphterietoxin. (Dr. Senckenbergisches Anatomisches Institut Frankfurt a. M.) (1958).
- Parade, G. B.: Der Bau der Coronararterien. *Erg. Inn. Med. u. Kinderheilkunde* **45** (1933) 360.
- Pianetto: Die Coronararterien des Hundes. *The American Heart Journal* **18** (1939).
- Prince, A. L.: Variations in Coronary Pressure and their Bearing in the Relaxation Rate of the Ventricle. *American Journal of Physiology* **37** (1915) 43.
- Puff, A.: Über Verformung der Herzkammerbasis beim Menschen unter der Funktion. *Morpholog. Jahrb.* **95** (1955), 3—4.
- Über die Bewegungsabläufe an der rechten Herzkammer. *Klin. Wochenschrift*, 35. Jg., **12** (1957) 650.
- Zeitlupenstudien zur funktionellen Anatomie der rechten Herzkammer mit Farbfilmvorführung. — Erstes Freiburger Colloquium über Kreislaufmessungen 1958, Verlag Dr. Banaschewsky, München 1958.
- Systemumstellungen der Muskelfasern im Kontraktionsvorgang an der rechten Herzkammer. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 55. Versammlung* (1958).
- Strukturbedingte Funktion des Herzmuskels und ihre zeitliche Beziehung zum EKG. The morphology of ventricular contraction and its time relations to the ECC (Fast motion pictures). IIIe World Congress of Cardiology, Brüssel 1958.
- Robb & Robb: Das normale Herz, Anatomie und Physiologie der normalen Einheiten. *American Heart Journal* **23** (1942) 455.
- Rothlin: Experimentelle Untersuchungen über die Wirkungsweise einiger chemischer und vasotonisierender Substanzen auf überlebende Gefäße. *Biochemische Zeitschrift* **111** (1920) 299.
- Schäfer, zitiert bei Bayliss: Die Innervation der Gefäße. *Ergebnisse d. Physiologie* **V** (1905).
- Schoedel, W.: Probleme der Coronardurchblutung. *Bad Oeynhausener Gespräche* **II** (1957), Springer Verlag 1958.
- Spalteholz, W.: Die Arterien der Herzwand. Hirzel Verlag, Leipzig 1924.
- Spalteholz, W., und M. Hochrein: Untersuchungen am Coronarsystem. 5. Mitteilung: Die anatomische und funktionelle Beschaffenheit in der Coronararterienwand. *Arch. exp. Path.* **163** (1932).
- Witzleb, E.: Nervöse Beeinflussung der Coronardurchblutung (Probleme der Coronardurchblutung). *Bad Oeynhausener Gespräche* **II** (1957), Springer Verlag 1958.
- Wolkoff, K.: Über die histologische Struktur der Coronararterien des menschlichen Herzens. *Virchows Archiv für path. Anatomie*, **241** (1923).

Dr. Alexander Puff
 Freiburg i. Br., Albertstraße 17
 Anatomisches Institut

**Das Cranium eines Schimpansenfetus (*Pan troglodytes*
[Blumenbach 1799]) von 71 mm SchStlg., nebst
Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten
(Beitrag zur Kenntnis des Primatencraniums II)^{1, 2, 3}**

Von

D. Starck

Mit 30 Abbildungen und 3 Tabellen

(Eingegangen am 3. November 1959)

I. Einleitung

Eine umfassende, vergleichend-morphologische Erforschung des Schädels der Säugetiere ist seit langer Zeit das Anliegen vieler Untersucher. Das besondere Interesse am Cranium findet seine Rechtfertigung in der Tatsache, daß „kein anderer Körperteil durch die Fülle seiner Merkmale so geeignet ist, die spezifischen Eigenarten seines Trägers in scheinbar starrer Dauerform anschaulich zu machen, wie das Cranium“ (B. Klatt, 1949). Die Schädelforschung hat durch die Einbeziehung des embryonalen und fetalen Schädels, vor allem durch die von Gaupp und seinen Schülern so erfolgreich betriebene Analyse des Chondrocraniums, wesentliche Impulse und neue Gesichtspunkte erhalten. Seit Erscheinen der umfangreichen zusammenfassenden Monographien (Matthes, 1921; Stadtmüller, 1936; de Beer, 1937) wurde die Kenntnis durch zahl-

¹ Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

² Eine vorläufige Mitteilung der Befunde erfolgte auf dem Sommer-Meeting der Anatomical Society of Great Britain and Ireland in Cardiff am 26. 7. 1959.

³ Beitrag I.: Reinhard, W.: Das Cranium eines 33 mm langen Embryos des Mantelpavians *Papio hamadryas*. L. Z. Anat. **120** (1958) 427–455.

reiche Bearbeitungen von Einzelformen und Ontogenesereihen beträchtlich erweitert (Eloff, Frick, Frick-Heckmann, Kummer-Neiß, Lindahl, Reinbach, Roux, Schneider, Sitt, Starck u. a.). Dennoch sind zahlreiche Einzelfragen bisher nicht beantwortet und viele Probleme ungelöst geblieben. Für den Morphologen ist eine der fühlbarsten Lücken in unseren Kenntnissen vom Cranium der Mangel jeglicher Befunde am embryonalen Schädel der Pongiden. Die Bedeutung derartiger Befunde braucht an dieser Stelle nicht im einzelnen begründet zu werden. Die taxonomische Stellung der Menschenaffen in der Superfamilie Hominoidea und der phylogenetische Ort dieser Gruppe rechtfertigen an sich bereits die Mitteilung auch von Einzelbefunden. Zahlreiche moderne Fragestellungen, wie die nach dem Gestaltwandel des Primatenschädels (Biegert, Hofer, Starck) oder die nach der relativen Selbständigkeit der funktionellen Komponenten (van der Klaauw, Klatt, Starck, Stockard) lassen solche Studien erwünscht erscheinen. Die vergleichende Analyse der Entwicklung der Schädelform des Menschen und der Simiae konnte bisher fast ausschließlich an postnatalen Entwicklungsreihen durchgeführt werden (Kummer, 1953). Sie bedarf dringend der Ausweitung auf frühe Entwicklungsstadien.

Das Fehlen von einschlägigen Untersuchungen an Menschenaffen beruht ausschließlich auf der Seltenheit des Materials. Die Möglichkeit, ein geeignetes, gut konserviertes Fetalstadium des Schimpansen (*Pan troglodytes* [Blumenbach, 1799]) untersuchen zu können, muß als besonderer Glücksfall gewertet werden. Die Befunde sollen im folgenden mitgeteilt werden.

II. Material und Methode

Der folgenden Untersuchung liegt ein weiblicher Fetus von *Pan troglodytes* (Blumenbach, 1799) zugrunde (Abb. 1). Das gravide Muttertier (Zootier) war durch Unfall verendet. Der Uterus kam im frischen Zustand eröffnet in meine Hände. Die Plazenta befand sich in situ und wurde im Zusammenhang mit der Uteruswand nach verschiedenen Methoden fixiert. Der Fetus wurde durch Einlegen in „Stieve“ konserviert. Eine Abbildung des frischen Präparates findet sich bei Starck (1959), pg. 87, Abb. 49b (dort ist die Scheitel-Steißlänge irrtümlich mit 75 mm angegeben). Vom Kopf des Fetus wurde eine Frontalschnittserie nach Celloidineinbettung angefertigt. Die Schnittdicke betrug 30 μ . Färbung: Azan nach

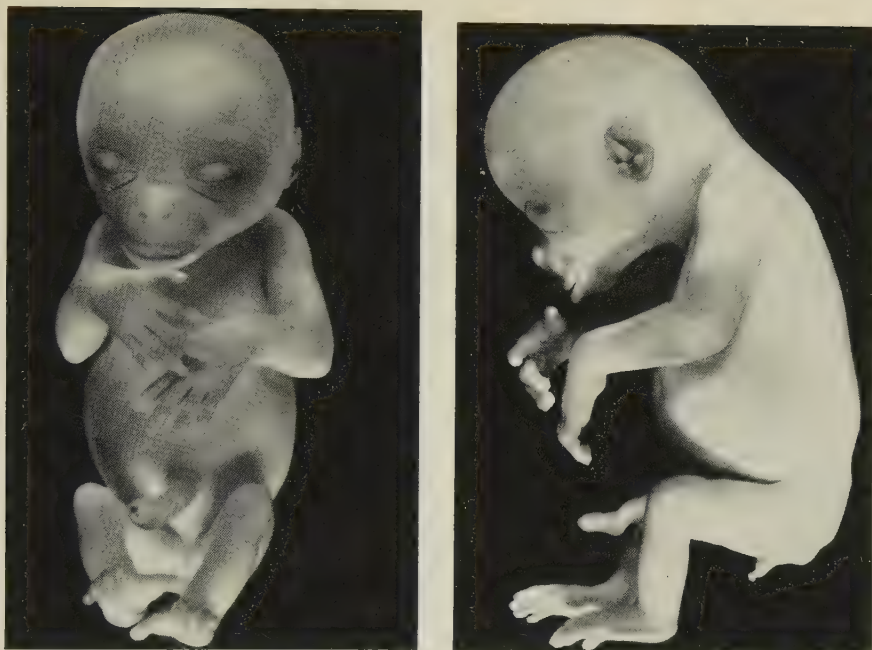


Abb. 1. *Pan troglodytes* (Blumenbach, 1799), Fetus von 71 mm SchStlg.
 a) Ansicht von ventral, b) von links
 Natürliche Größe

Heidenhain. Nach der Schnittserie wurde ein Wachsplattenmodell bei 13facher Vergrößerung angefertigt. Das Modell wurde durch Überstreichen mit Spachtelkitt stabilisiert. Für Hilfe beim Anfertigen des Modells habe ich Frl. Scherf zu danken. Die Abbildungen verdanke ich dem Institutszeichner, Herrn Poike.

III. Somatologie, äußerer Habitus, Nabelschnurlänge

Die außerordentliche Seltenheit von Embryonen der Menschenaffen läßt es angebracht erscheinen, die wichtigsten Daten über die äußere Körperform, über Körperproportionen und Haltung mitzuteilen und mit entsprechenden Angaben aus dem Schrifttum zu vergleichen.

Die Länge des Uterus (Zirkelmaß) vom Ostium externum zum Fundus betrug 130 mm, der Abstand der beiden Tubenwinkel 95 mm. Der Uterus war durch Längsschnitt von dorsal her eröffnet worden. Die Plazenta saß im linken Tubenwinkel und war annähernd rund (55:55 mm Durchmesser).

Die Nabelschnur hatte im frischen Zustand eine Länge von 190 mm. Die Länge der Nabelschnur in Prozent der Scheitel-Steißlänge erreicht also den

Wert von 253. Dieser Wert ist der höchste für die relative Nabelschnurlänge, den ich auf Grund von eigenen Untersuchungen und von Literaturangaben an einem sehr großen Material von Säugetieren fand. Es muß dahingestellt bleiben, ob es sich um eine extreme Einzelvariante oder um einen Regelfall handelt, denn Vergleichsmaße für *Pan* liegen nicht vor. Drei Angaben über die Nabelschnurlänge von Wislocki (390, 530, 540 mm) sind nicht verwertbar, da die Länge des Fetus nicht bekannt ist. Der gleiche Autor findet für einen Fetus von *Pan paniscus* von 193 mm SchStlg. eine Nabelschnurlänge von 230 mm (= 119 %). (Zur Problematik der Nabelschnurlänge cf. Starck [1957]). Ein Corpus luteum fand sich im rechten Ovar.

Die Messungen des Fetus wurden am fixierten Objekt (in Alkohol) nach der von A. H. Schultz angegebenen Methode (Contrib. Embryol. 20, 1929—Quartl. Rev. Biol. 1, 1926) durchgeführt, so daß die Messungen mit den Angaben dieses Autors wie mit denen von Rickenmann (1957) am *Gorilla* direkt vergleichbar sind. Im Entwicklungsgrad entspricht der Fetus ziemlich genau dem von A. H. Schultz beschriebenen weiblichen Fetus von *Pan paniscus* von 71 mm Sitzhöhe, dessen Alter auf 11,5 Wochen geschätzt wird.

Tabelle 1

Körpermaße (in mm) des untersuchten Fetus von *Pan troglodytes*

(Die Zahlenangaben in Klammern beziehen sich auf die Tabelle der Messungsmethoden bei A. H. Schultz, Mem. Carnegie Museum XI, pg. 11/12 1927, die auch unseren Messungen zugrunde gelegt wurde.)

(1) Sitzhöhe (Scheitel—Steiß).....	71
(4) Vordere Rumpfhöhe (Oberrand der Symphyse — Suprasternalgrube).....	33
(7) Mammillenhöhe (Oberrand Symphyse — Mitte einer Verbindungslinie beider Mammillen)	30
(8) Nabelhöhe	8
(9) Schulterbreite (Abstand der beiden Acromien)	26
(10) Hüftbreite (bitrochanter)	16
(14) Brustumfang (in Höhe des Sternalansatzes der 4. Rippe)	70
(15) Beinlänge (Oberschenkel und Unterschenkel).....	38
(16) Oberschenkellänge	20
(17) Unterschenkellänge (Knie bis Sohle)	18
(19) Fußlänge (längste Zehe)	16
(20) Großzehenlänge (Halluxspitze bis Ferse, Hallux adduziert)	13
(21) Fußbreite (in Höhe des Metatarsophalangealgelenkes II—V)	4,5
(22) Armlänge (Oberarm, Unterarm und Hand)	62
(23) Oberarmlänge	21
(24) Vorderarmlänge	19
(25) Handlänge.....	22
(26) Daumenlänge	9
(27) Handbreite (in Höhe der Metacarpophalangealgelenke II—V)	6,5
(30) Größte Kopflänge	31
(32) Größte Kopfbreite	26

(33) Kopfhöhe	22
(40) Obere Gesichtshöhe	7
(42) Nasenhöhe	4
Untere Gesichtshöhe	3
Ohrhöhe	7

Tabelle 2

Körperproportionen, Indizes, nach der Methode von A. H. Schultz

(Zum Vergleich wurden die Indexwerte für einen Embryo von *Pan paniscus* von 71 mm SchStlg. nach Schultz [1940] in Klammern beigelegt.)

Relative Armlänge (22 in % von 4)	190	(184,7)
Relative Beinlänge (15 in % von 4)	115	(116)
Intermembral-Index (22 in % von 15)	164	(159)
Crural-Index (17 in % von 16)	90	(73,7)
Brachial-Index (24 in % von 23)	90	(79,6)
Relative Fußlänge (19 in % von 4)	52	(51,6)
Relative Fußbreite (21 in % von 19)	28	(31,2)
Relative Handlänge (25 in % von 4)	66	(51,6)
Relative Handbreite (27 in % von 25)	30	(37,5)
Relative Daumenlänge (26 in % von 25)	41	(56,2)
Relativer Brustumfang (14 in % von 4)	212	(261)
Relative Schulterbreite (9 in % von 4)	79	(82,2)
Relative Hüftbreite (10 in % von 4)	48	(56,4)
Kopfindizes:		
Relative Kopfgröße (arithmet. Mittel aus 30, 32, 33 in % von 4)	80	(81,3)
Kopfindex (32 in % von 30)	84	(91,4)
Gesichtsindex (Gesichtshöhe in % von 4)	33	(40,3)
Relative Ohrgröße (Ohrhöhe und Ohrbreite in % der Kopflänge und Kopfhöhe)	5,2	(5,1)

Wir beabsichtigen nicht, aus den Messungen dieses Einzelstadiums Rückschlüsse zu ziehen. Die Angaben der Meßwerte erscheinen aber von Wichtigkeit im Hinblick auf die Veröffentlichungen von A. H. Schultz (1927, 1933, 1940), da sie die noch sehr lückenhaften Angaben über die Körperproportionen von *Pan* ergänzen können und so Materialien für das Studium der Wachstumsvorgänge darstellen. Schultz hat in seiner umfassenden Studie über Wachstum und Entwicklung des Schimpansen alle erreichbaren Daten und Befunde an Schimpansenembryonen zusammengestellt und berichtet über 15 Einzelfälle. Von diesen sind 14 wesentlich älter als unser Objekt, nur 1 Fetus von *Pan paniscus* entspricht in den meisten Maßen sehr genau unserem Stadium. Es handelt sich bei diesen beiden Objekten also zweifellos um die jüngsten bisher genauer publizierten Schimpansenfeten. Von sehr großem Interesse ist dabei, daß das eine Objekt zu der Zwergform *Pan paniscus* gehört. So ermöglicht die Gegenüberstellung auch einen Vergleich der Körperproportionen gleich langer Embryonen der beiden Arten. Nach der Veröffentlichung von 1933 gehört auch der Fetus 2196a (Nr. 2 der Liste

von 1933, Nr. 3 der Liste von 1940) von 193 mm Sitzhöhe zu *P. paniscus*. Wir möchten hervorheben, daß unser Objekt in den meisten Maßen und Indizes (cf. Tabelle 2) außerordentlich gut mit dem Embryo *Pan paniscus*, 71 mm, von Schultz übereinstimmt. Die Maße stimmen sogar in einem unerwarteten Umfang überein, so daß die Vermutung nahe liegt, daß sich die Proportionsunterschiede der Adultformen beider Arten erst relativ spät während des Wachstums herausbilden. Die Differenz im relativen Brustumfang darf nicht hoch bewertet werden, da dieses Maß möglicherweise nicht in völlig zuverlässig vergleichbarer Weise zu nehmen ist. Wir möchten besonders die gute Übereinstimmung in den Extremitätenindizes unterstreichen. Offensichtlich sind Hand und Fuß bei unserem Objekt schmaler als bei dem Embryo von *Pan paniscus*, doch können aus dieser Einzelbeobachtung keinerlei Schlüsse gezogen werden.

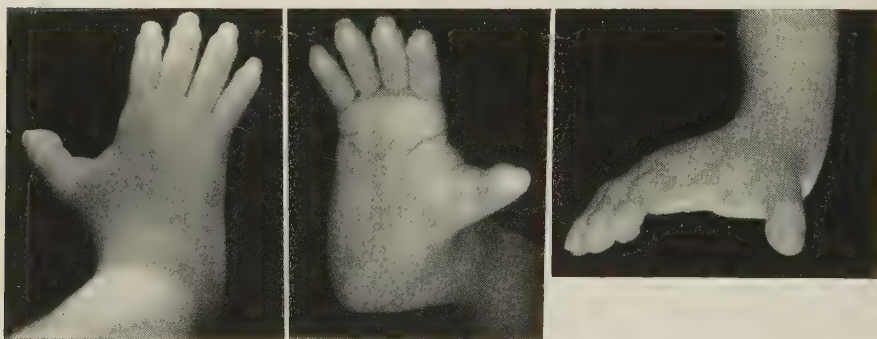


Abb. 2. *Pan troglodytes*, 71 mm SchStlg., rechter Fuß, etwa 2fach

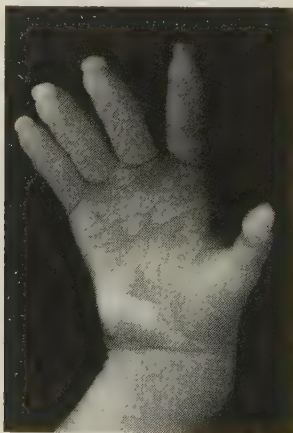


Abb. 3. *Pan troglodytes*, 71 mm SchStlg., rechte Hand, etwa 2fach

Relative Hand- und Fußlänge nehmen mit zunehmendem Alter ab, d. h. also, daß der Rumpf stärker wächst als Hand und Fuß (Schultz). Unsere Werte fügen sich in diese Befunde gut ein. Adulte haben relativ schmalere Hände und Füße als Fetalstadien (Abb. 2, 3). Der Daumen ist beim Feten relativ länger als beim Erwachsenen. Zygodactylie bestand in unserem Fall nicht. Daumen und Großzehe fanden sich in nicht extremer Abduktionsstellung (Abb. 1, 2, 3). Die dritte Zehe (Finger) ist länger als die vierte, diese ist länger als die zweite. Das entspricht der Regel bei *Pan*.

Die Ausbildung der Beugefalten an Hand und Fußsohle entspricht recht genau den Befunden von Schultz (1927) am *Gorilla* (Abb. 2, 3). Die Lagebeziehungen dieser Furchen zu den Gelenken sind bei Schultz diskutiert. An der Fußsohle sind die Falten 1, 2 und 3 von Schultz deutlich ausgebildet.

Die Körperhaltung ergibt sich aus den Abb. 1a und b. Da der Fetus in frischem Zustand aus dem Uterus entnommen war, ist er gegenüber der intrauterinen Haltung gestreckt. Der Kopf ist noch etwas gegen die Brust geneigt, die Rückenkontur ist leicht konvex. Im oberen Thorakalbereich ist diese Rückenkrümmung ausgeprägter als im Lendengebiet. Die Extremitäten sind in den großen Gelenken gebeugt. Die rechte Hand liegt über der linken. Im Hüftgelenk besteht eine leichte Abduktion. Die Beugung im Kniegelenk ist etwa rechtwinklig. Die Supinationsstellung des Fußes ist kaum angedeutet.

Der Fetus ist praktisch noch unpigmentiert und zeigte im frischen Zustand das gleiche Erscheinungsbild der Körperdecke wie menschliche Feten entsprechenden Entwicklungsgrades. Haaranlagen sind nur im Bereich der Augenbrauen und an den Lippen nachweisbar (Abb. 4a, b). Die Augenbrauen lassen jederseits etwa 60 Haaranlagen erkennen. Diese sind nach medial deutlich kürzer als nach lateral. Das mittlere Stirnfeld bleibt frei von ihnen. Die Haarkeime sind medial nach oben gerichtet, nehmen aber nach lateral hin eine horizontale Richtung ein. Die Haaranlagen an der Oberlippe divergieren von medial nach außen. Grundsätzlich ähneln die Verhältnisse den Befunden an menschlichen Feten und am *Gorilla* (A. H. Schultz, 1927).

Die Form des Kopfes ist abgerundet. Das Hinterhaupt springt nicht in nennenswertem Maße vor, wie es Rückenbach für einige ältere Gorillafeten angibt. Der höchste Punkt des Scheitels liegt weit vorn, etwa in der Mitte des Abstandes „lateraler Lidwinkel“/„Vorderrand der Ohrmuschel“ (Abb. 4a). Das Auge selbst zeigt eine ausgesprochene *Protrusio bulbi* (cf. Bolk). Die Lidspalten sind verklebt. Der Umriß der Frontalansicht des Kopfes ist nahezu kreisrund (Abb. 4b).

Obere Lidfalte und Sulcus palpebromalaris (Abb. 2b) sind stark ausgeprägt, gehen aber nicht ineinander über. Die Schnauzenpartie springt stark vor. Auffallend ist, daß die Unterlippe erheblich über die Oberlippe vorragt, ein Befund, der sich auch an der Abbildung eines Schimpansenfetus von 126 Tagen (A. H. Schultz, 1940, 1956) findet, an den publizierten Bildern von Gorillafeten aber nicht in gleicher Deutlichkeit zu sehen ist. Über die Stellung der Nasenlöcher informiert Abb. 4a, b. Das Weichteilfeld

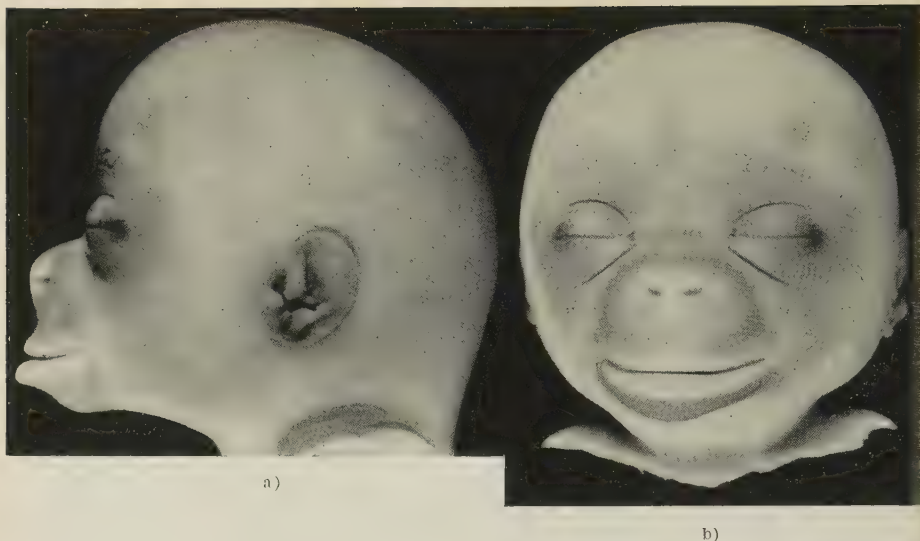


Abb. 4. *Pan troglodytes*, 71 mm SchStlg., Kopf von links (a) und von vorn (b)

zwischen beiden Nasenöffnungen mit dem Septum springt deutlich über die Schnauzenpartie vor. Hufeisenförmige Wülste, wie sie beim Gorilla das Nasenfeld umgeben, finden sich auch nicht in der Anlage.

Die größte Ohrhöhe macht etwa ein Drittel der größten Kopfhöhe aus. Im Gegensatz zu dem von Rickenbach genauer beschriebenen Gorillafetus Nr. 4 sind bei unserem Schimpansenfetus beide Ohren etwa gleich differenziert. Die Helix ist nicht eingerollt (Abb. 4a). Helix und Crus heliceis sind äußerlich scharf getrennt. Eine Abgrenzung der Helix von der Anthelix ist, besonders unten, erst angedeutet. So fehlt auch eine Fossa triangularis. Ein Ohrfläppchen ist links deutlicher ausgeprägt als rechts.

Von Bedeutung sind die Befunde am äußeren Genital, da die Morphologie der Genitalfalten bei Primaten noch immer nicht befriedigend geklärt ist (W. C. O. Hill, 1958). Nach Schultz (1927) sind bei Pongiden die Labia majora und minora im späten Fetalleben und in der frühen Kindheit gut ausgebildet. Später werden die Labia majora beim Gorilla und Schimpansen zurückgebildet. Im Gegensatz hierzu bleiben die Labia majora bei den Hylobatiden erhalten. Harms (1956) gibt an, daß die Rückbildung der Labia majora beim Schimpansen nie vollständig sei. W. C. O. Hill findet, daß die beim Schimpansen im Fetalleben und in der Kindheit nachweisbaren Labia majora mit der Geschlechtsreife verschwinden. Beim Orang sind mehr oder weniger deutliche Labia majora mehrfach nachgewiesen worden (cf. Hill, 1958). Der Befund an unserem Schimpansenfetus gleicht bis in die Einzelheiten dem Bild, das Schultz (1927) von seinem Gorillafetus Nr. 2 bringt (l. c. pl. IV, fig. 2). Nur ein Paar von Labien ist deutlich ausgebildet (Abb. 5a bis c). Im Gegensatz zu den Angaben von Schultz muß dies aber nach den morphologischen Beziehungen zu Clitoris und Vesti-

bulum vaginae eindeutig als Labia minora gedeutet werden. Der Vergleich mit den Befunden an mehreren weiblichen Schimpansenkindern bestätigt diese Auffassung. Außerhalb der kleinen Schamlippen finden sich sehr flache Integumentalwülste, die sich gegen die Inguinalfurche abheben (Abb. 5a). Diese können vielleicht als Homologa der Labia majora angesehen werden. Bei einigen juvenilen Schimpansen finden sich ebenfalls Andeutungen derartiger Gebilde. Bei adulten Tieren fanden wir sie niemals. Die Labia minora sind allerdings sehr kräftig entwickelt und springen weit vor (Abb. 1, 5b,c), so daß die Verwechslung mit großen Schamlippen verständlich ist. Nach unseren eigenen Beobachtungen erscheint es zumindest zweifelhaft, ob

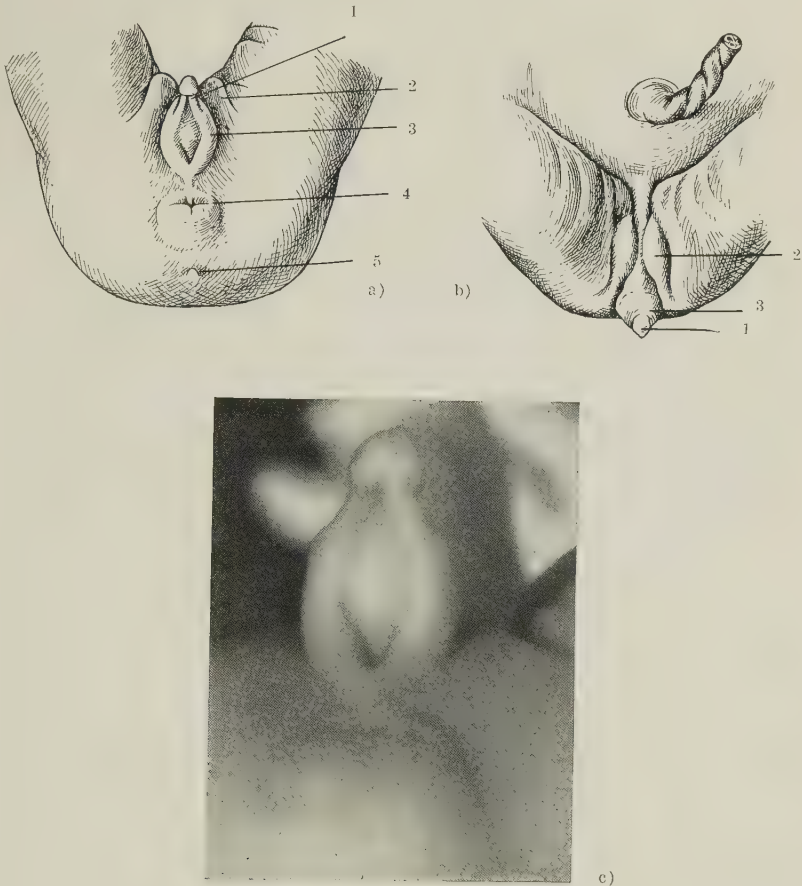


Abb. 5. *Pan troglodytes*, 71 mm SchStlg., weibliches Genital
a) von ventral, b) von kaudal, c) von kaudal
a) und b) 2fach natürliche Größe, c) etwa 5fach natürliche Größe
1. Clitoris 4. Anus
2. Labium majus 5. Coccygealhöcker
3. Labium minus

stärker ausgebildete Labia majora beim Schimpansen angelegt werden. Die individuelle Variabilität ist außerdem, wie bei *Pongo*, in der Ausbildung des äußeren weiblichen Genitales beträchtlich. Für Hylobatiden (darunter auch Embryonalstadien von *Symphalangus*) können wir das Auftreten großer und kleiner Labien bestätigen.

Von Interesse ist die Ausbildung eines Steißhöckers (Coccygeal tubercle) bei Menschenaffen, ein Gebilde, das als Rest der Schwanzspitze zu deuten ist. Schultz hat dieser Bildung besondere Aufmerksamkeit gewidmet (1927, 1933) und kommt zu dem Schluß, daß sie bei keinem Menschenaffen länger persistiert als beim Schimpansen (noch nachgewiesen bei Fetus von 185 mm Sitzhöhe). Bei *Homo* schwindet der Steißhöcker in der Regel bei einer Scheitel-Steißlänge von 33 bis 52 mm. Ähnlich früh schwindet das Gebilde bei Hylobatiden. Bei unserem Objekt war ein deutlicher Steißhöcker vorhanden. Er lag in einem Abstand von etwa 5 mm dorsal der vorgewölbten Analöffnung (Abb. 5b). Ein Steißgrübchen fehlte.

IV. Das Cranium

a) Allgemeine Formverhältnisse; Gestalt der Basis am Medianschnitt

Das Chondrocranium bildet eine basale Schale, die durch ausgedehnte Deckknochen (Frontale, Parietale) nach dorsal hin, durch das Squamosum nach lateral zu einer Hirnkapsel ergänzt wird (Abb. 6). Der gesamte Hirnschädel ist nahezu kuglig und überragt den größten Teil der Nasenkapsel. Am Chondrocranium fällt im Vergleich mit anderen Eutheria die starke Reduktion im Seitenwandbereich auf, so daß eine deutliche Gliederung in die relativ vollständige Oto-Occipitalregion und in ein gleichfalls relativ gut ausgebildetes rostrales Areal (Nasenregion und Orbitalflügel) zustande kommt. Die größte Breite des Craniums fällt in die Region der Pars canalicularis der Ohrkapseln. Die breite Lücke zwischen dem Hinterrand der Orbitalflügel und der Ohrkapsel wird durch keinerlei Längsstruktur überbrückt. Von medial her schieben sich die bereits weitgehend ossifizierten Temporalflügel in diese Lücke vor (Abb. 6, 7, 8). An der Bildung der knöchernen Ala temporalis (Alisphenoid) ist offensichtlich starke Zuwachsknochenbildung beteiligt. Im Gegensatz zu den meisten Eutheria sind die Alae temporales „große“ Keilbeinflügel. Die Länge der Nasenkapsel verhält sich zur Basislänge (Basion-rostraler Punkt der Cupula anterior) wie 1:2. Das Verhältnis zur gesamten Schädellänge ist etwa 1:2,4.

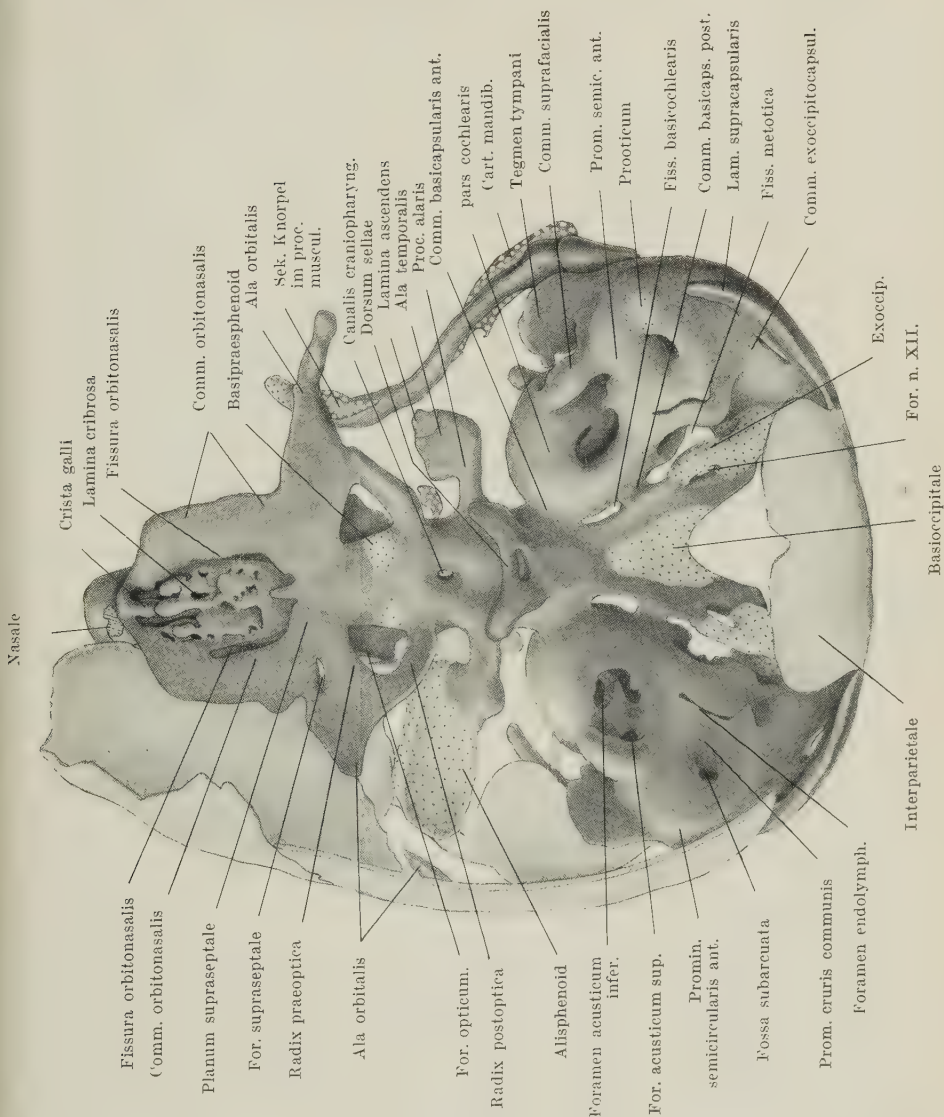


Abb. 6. Modell des Craniums eines Fetus von *Pan troglodytes* von 71 mm SchStlg. in der Ansicht von dorsal

Modell 13fach, in der Abbildung um $\frac{2}{3}$ verkleinert. Abbildung also 4,3fach natürlicher Größe. Deckknochen nur links dargestellt. Knorpel: dunkel. Ersatzknochen: schwarz punktiert. Sekundärknorpel: weiß punktiert

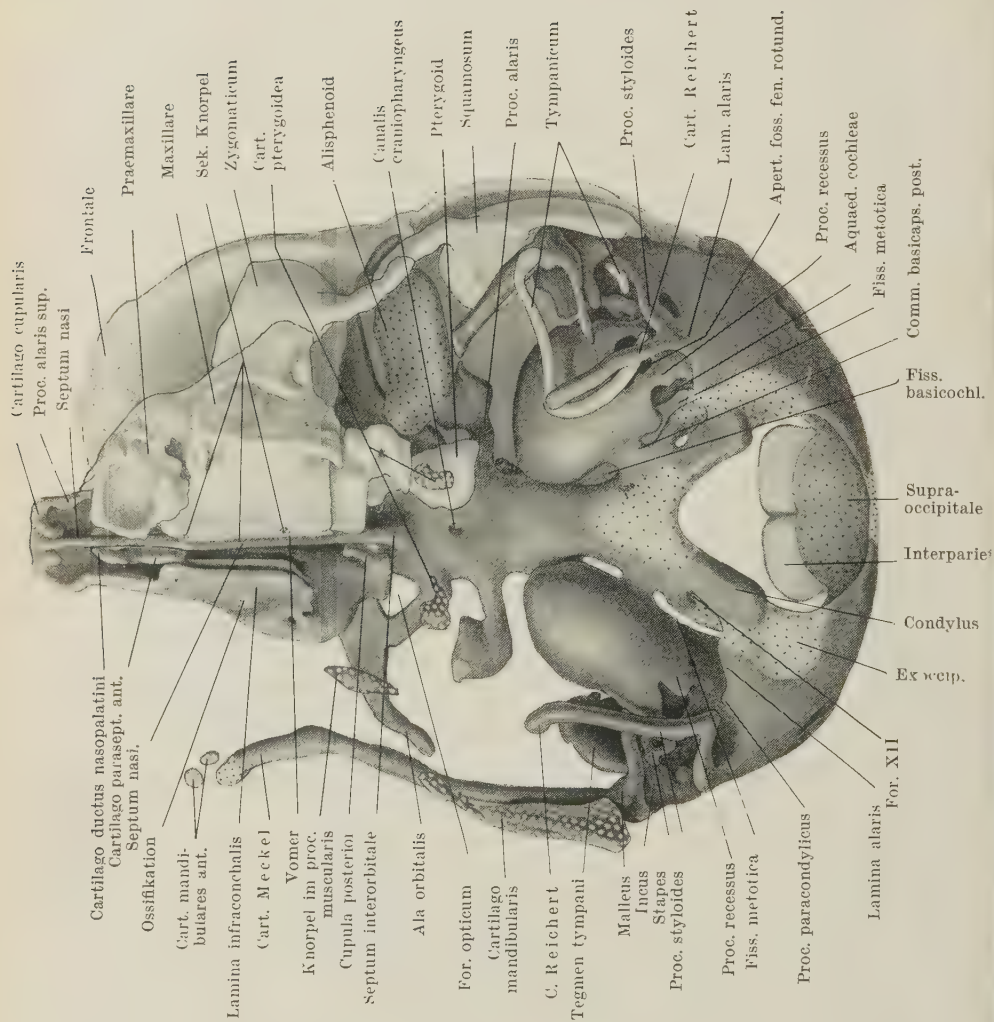


Abb. 7. Dasselbe wie Abb. 6, Ansicht von basal her

Zwei Drittel der Nasenkapsel liegen subcerebral (Abb. 8). Bei der Ansicht des Modells von dorsal her ist nur ein sehr geringer Teil der Nasenregion sichtbar. Allerdings ist hierbei zu beachten, daß die Nasen-Kiefer-Region sowohl beim Fetus als auch beim erwachsenen Schimpansen stark gegen die Horizontale (Clivustangente : cerebrale Basisfläche, Abb. 8, 9) im Sinne einer Klinorhynchie (Hofer) abgelenkt ist. Eine Betrachtung der Medianrisse (Abb. 9) zeigt sehr anschaulich, wie stark sich der Flächenanteil der Nasen-Kiefer-Gesichtsregion im Vergleich zum Hirnanteil während der Ontogenese progressiv entfaltet (Abb. 9a, b). Das Verhältnis der Fläche von Hirnteil : Nasen-Kiefer-Teil beträgt beim Fetus etwa 2 : 1, beim erwachsenen Schimpansen 1 : 2.

Die Ossifikation ist bereits fortgeschritten. Neben den typischen Deckknochen finden sich folgende Ersatzknochen: Basisoccipitale, Exoccipitalia, Supraoccipitale, Oticum, Alisphenoid, paariges Basisphenoid. Die Basis ist zwischen den Ohrkapseln nur wenig eingeeengt, also relativ breit (Abb. 6). Sie ist im Bereich des Stammhirnlagers nahezu gestreckt, nur ganz leicht lordotisch. Die Hypophysengrube ist tief, von einem perforierten Dorsum sellae (Abb. 6, 17) überdacht. Auffallend ist der weite Canalis craniopharyngeus (Abb. 6, 7, 20).

Vor der Fossa hypophyseos ist eine leichte Erhebung als Andeutung eines Tuberculum sellae nachweisbar. Vor diesem ist ein Sulcus chiasmatis kaum wahrzunehmen. Die Nasenregion ist deutlich gegen die Basis abgelenkt, und zwar liegt der Scheitelpunkt des Winkels im präbasalen Bereich.

Die Frage nach der Formgestaltung und dem Gestaltwandel der Schädelbasis der Primaten ist in letzter Zeit wiederholt diskutiert und durch neue Tatsachen und Deutungen sehr gefördert worden (Biegert, Hofer, Kälin, Kummer, Starck). Eine Erweiterung der Befundbasis durch Einbeziehung pränatalen Materials ist dringend notwendig. Gegenüber älteren Deutungsversuchen (Weidenreich u. a.) ist ein wesentlicher Fortschritt darin zu sehen, daß die komplexe Natur der Erscheinungen, die als „Basisknickungen“ zusammengefaßt werden, erkannt wurde (Hofer).

Da über Terminologie und Untersuchungsverfahren keine Einigkeit besteht und andererseits die Begriffsdefinitionen bei ein und dem gleichen Autor gelegentlich wechseln, müssen einige Bemerkungen

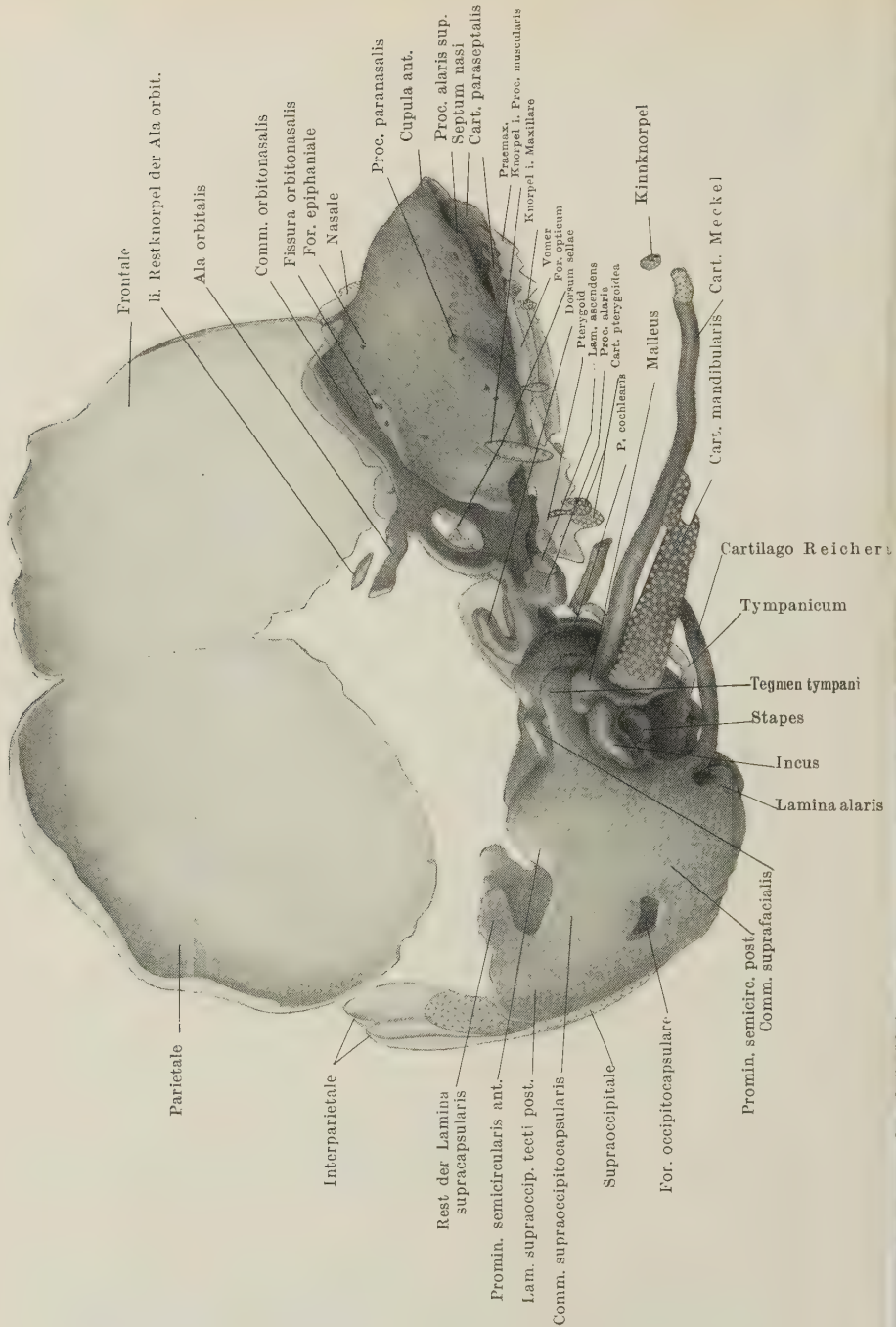


Abb. 8. Dasselbe wie Abb. 6, 7. Ansicht von rechts

kungen zur Klärung vorausgeschickt werden. Allgemeine Übereinstimmung dürfte darüber erreicht sein, daß sich die vordere und die hintere Partie des Schädelbodens als weitgehend unabhängig voneinander erweisen. Das Verhältnis dieser Abschnitte zueinander bestimmt die Form des Schädelgrundes. Als Basis s.str. sollte nur das Gebiet des Basioccipital-Sphenoidkomplexes bezeichnet werden (os tribasilare Virchow). Wir folgen Hofer in seinen neueren Auffassungen, indem wir folgende Typen der kyphotischen Krümmungen am Medianschnitt unterscheiden:

- a) Basiale Kyphose. Diese betrifft das Gebiet der Basis s.str. und ist in der Regel gekennzeichnet durch Verformung der Basis in ihrer ganzen Dicke. Sie manifestiert sich also sowohl an der endokranielen als auch an der pharyngealen Basisfläche. Damit sind Reliefgestaltungen durch endokraniale Strukturen (Dorsum sellae, Ränder der Hypophysengrube usw.) aus der Definition der basialen Krümmungen ausgeschaltet. Es muß aber beachtet werden, daß basiale Verformungen durch Superposition anderer Strukturen weitgehend verdeckt werden können. Daher ist sorgfältige Analyse jeder Einzelform nötig und erfordert gegebenenfalls besonderes methodisches Vorgehen. Im einzelnen unterscheiden wir an den basialen Kyphosen 1. präselläre, 2. selläre und 3. postselläre Kyphosen.
- b) Präbasiale Kyphosen betreffen die Lage des Nasen-Gaumen-Kiefer-Skeletts zur Basis. Sie werden durch die Stellung des Gaumens zur postsellären Basis am Medianschnitt bestimmt. Sie betrifft also die relative Stellung zweier differenter Schädelkomponenten zueinander. Durch sie sind die „Schädeltypen“ von Hofer (Deklinationsgrad) festgelegt.

Biegert hat unnötigerweise neuerdings Hofers basiale Kyphose als „centrale Kyphose“, die präbasiale als periphere Kyphose benannt. Wir müssen diese Terminologie ablehnen, da durch sie einerseits nur die Verständigung kompliziert und erschwert wird, andererseits aber die Bezeichnung „peripher“ für ein Phänomen am Medianschnitt unglücklich erscheint, zumal in der Kraniologie — besonders im englischen Sprachbereich — die Bezeichnung Zentralstamm (central stem) für die gesamte knorplig-knöcherne Skelettachse der Basis, von der Spitze des Nasenseptums bis zum Basion, gebräuchlich ist. Im allgemeinen wissenschaftlichen Sprachgebrauch wird die Richtungsbezeichnung „peripher“ an der Schädelbasis

für randständige, besonders lateral gelegene Strukturen verwendet, unter Ausschluß der Medianebene und ihrer Nachbarschaft.

Sehr umstritten ist schließlich auch das Meßverfahren zur Bestimmung sagittaler Krümmungen der Basis. Wir orientieren den Medianriß auf die postselläre, cerebrale Basisfläche (Clivusebene Landzert, Pankow, Kálin) und folgen damit dem praktisch heute für vergleichende Untersuchungen angewandten Verfahren. Wir verschließen uns damit allerdings nicht den Überlegungen von Kummer (1957), der gezeigt hat, daß bei keilförmiger Basis weder die cerebrale noch die pharyngeale Basisfläche in der Ontogenese oder in der Phylogenese sich durch konstante Lage oder Stellung in bezug auf ihre unmittelbare Umgebung auszeichnen. Über die Art des Knochenanbaus kann aus rein morphologischen Untersuchungen nichts ausgesagt werden. Dazu wären vitale Anfärbungsversuche (Krapp) nötig. Bisher vorliegende Hinweise ergaben eine außerordentliche Vielgestaltigkeit der Entwicklungsprozesse. So sind im Schrifttum geführte Diskussionen darüber, ob die cerebrale oder die pharyngeale Fläche der Basis die konservativere sei, sinnlos, solange nur Endstadien untersucht werden.

Die Festlegung der Clivusebene erfolgt zweckmäßig durch eine Tangente an die cerebrale Basisfläche, die das extrem überbaute Dorsum sellae nicht berücksichtigt, da es sich um eine sehr variable Anbaustruktur handelt. Hofer bevorzugt den „occipitalsten Punkt“ der Hypophysengrube. Da dieser schwer bestimmbar ist, schlug Kummer den tiefsten Punkt der Hypophysengrube vor. Wir folgen einstweilen aus rein praktischen Gründen dem Vorgehen von Hofer, um bessere Vergleichsmöglichkeiten zu haben. Erhebliche Schwierigkeiten macht die Festlegung einer Geraden am Kiefer-Gaumen-Skelett. Hofer hat dieser Frage mehrfach Aufmerksamkeit gewidmet und vor allem auf die Möglichkeit von Verformungen im apikalen Bereich (Os praemaxillare, Gebiet vor dem Foramen incisivum) hingewiesen. Daher hat sich für den adulten Primatenschädel eine Verbindungslinie zwischen Spina nasalis posterior und Hinterrand des Foramen incisivum (Hofer) bewährt. Am Chondrocranium verwenden wir die Unterkante des Septum nasi, um die Stellung des Oberkiefers zur Schädelbasis zu bestimmen, da eine durch Punkte im Bereich der sich entwickelnden Deckknochen determinierte Gerade zu ungenau bestimmbar ist. Dies bleibt beim Vergleich der Befunde am Chondrocranium mit den Angaben an

postnatalen Stadien zu beachten. Auch hier gilt, was Hofer wiederholt unterstrichen hat, daß die Methode sich nach den Besonderheiten des Objektes richten muß und daß ein Universalverfahren für alle Fälle nicht möglich ist. Schließlich sei noch auf eine Besonderheit bei *Pan* hingewiesen. Im Gegensatz zu den übrigen Pongiden ist bei der adulten Form eine mit zunehmendem Alter sich stärker entfaltende pneumatische Recessusbildung, ausgehend vom Sinus maxillaris, im harten Gaumen nachweisbar (Abb. 9b). Dadurch sind zweifellos besondere Bedingungen geschaffen, die den Vergleich mit anderen Formen weiter erschweren. Offensichtlich wirkt sich die durch die Höhle verursachte Verformung im wesentlichen an der nasenwärts gerichteten Fläche aus. Immerhin liegen hier Spezialstrukturen vor, die den Vergleich weiter erschweren.

Von großer Bedeutung ist die Erkenntnis, daß die Formänderungen der einzelnen Kopfabchnitte und damit auch die verschiedenen Kyphosen nicht korreliert sein müssen (Hofer, Starck). Die subcerebrale Lage des Kieferschädels wird bereits durch die präbasiale Kyphose erreicht (bei Affen fehlt allgemein eine basiale Kyphose, aber der Kieferschädel liegt subcerebral, Hofer). Im einzelnen sind die Verhältnisse bei Primaten durch Hofer genauer analysiert worden. Daraus ergibt sich, daß alle Primaten, einschließlich der Menschenaffen, einen ähnlichen Basistyp besitzen, der zwar in Spezialfällen stark modifiziert sein kann, aber im Prinzip dadurch gekennzeichnet ist, daß nie selläre Kyphosen auftreten. Alle Primaten zeigen eine präbasiale und eine präselläre Kyphose. Die Basis ist gestreckt. Beim Menschen bestehen demgegenüber eine selläre (basiale) und eine präbasiale Kyphose, die beide annähernd gleiches Ausmaß erreichen. Sonderfälle (*Aotes*, *Alouatta* usw.) können hier außer Betracht bleiben. Die intragenerische Variabilität hat Hofer untersucht (1957). Frick teilt neuerdings wichtige Beobachtungen zur intraspezifischen Variabilität von Pavianen mit, die zur Vorsicht bei der Auswertung von Einzelindividuen beim interspezifischen Vergleich mahnen. Bei *Homo* nimmt die selläre Kyphose im Verlauf der Wachstumsprozesse zu, bei allen Affen aber nimmt die präbasiale Kyphose ab. Biegert hat neuerdings (1957) auch für *Pan* wieder gezeigt, daß die Basis noch zum Zeitpunkt der Geburt im präsellären Bereich stark kyphotisch gebogen ist. Mit zunehmendem Alter kommt es zu einer Streckung (Elevation der präsellären Basis gegenüber dem Stammhirnlager). Diese ist allerdings nicht so ausgeprägt wie bei alten Männchen von *Pongo* und *Gorilla*.

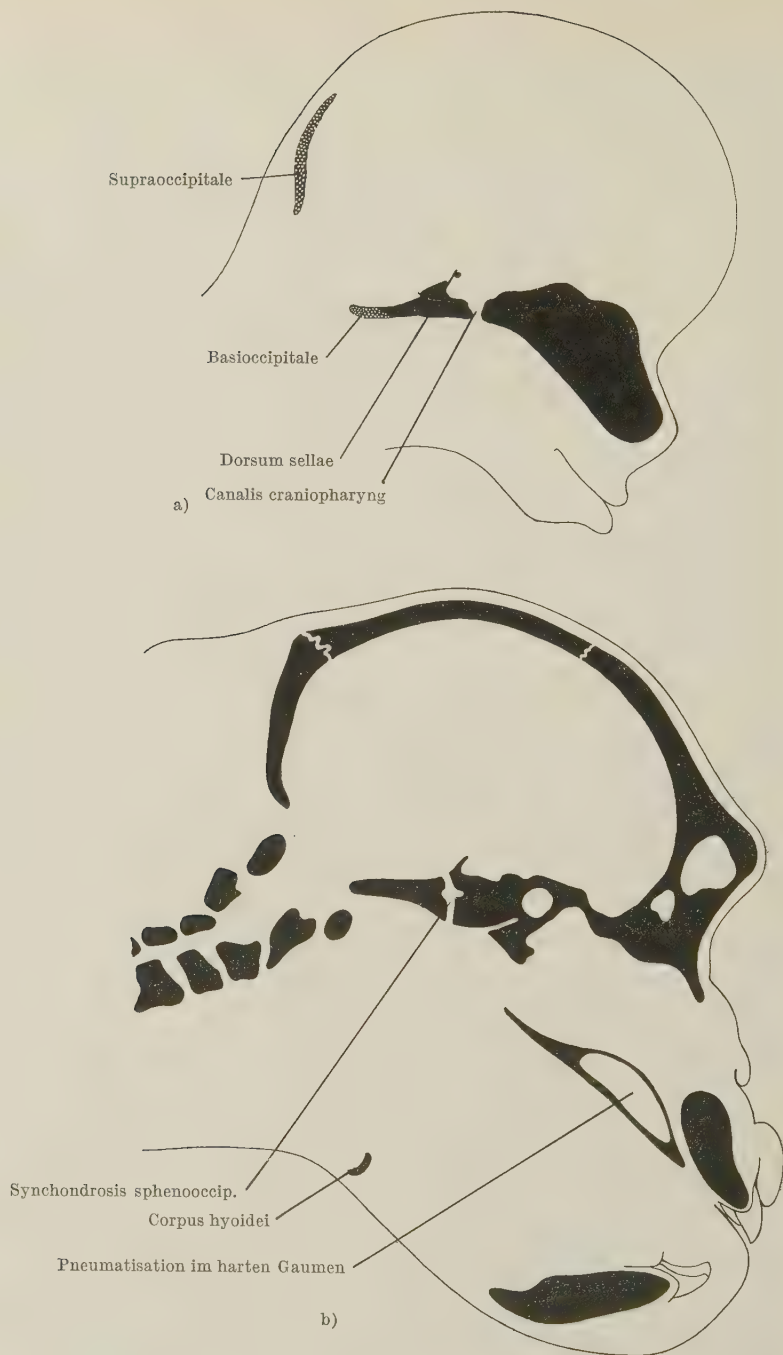


Abb. 9 (Text siehe Seite 577)

Die eigenen Befunde bei dem Fetus von *Pan* fügen sich gut in diese allgemeinen Vorstellungen ein. Die Basis ist im postsellären Bereich gestreckt. Es besteht eine Kieferdeklination im präbasalen Bereich. Dazu kommt eine geringfügige präselläre Kyphose (Abb. 9a). Der Winkel zwischen der Tangente an der cerebralen Basis und dem Unterrand des Septum nasi beträgt 130° . Im Vergleich dazu zeigt das Bild des Medianrisses beim erwachsenen Schimpansen eine leichte Elevation des Kiefer-Nasen-Skeletts (Abb. 9b). Eine selläre Kyphose fehlt auch beim Erwachsenen völlig. Der genannte Winkel beträgt bei dem abgebildeten Individuum 135° . Nach eigenen Beobachtungen an umfangreicherem Material ist die Schwankungsbreite recht beträchtlich. Vor allem bestehen entsprechend der starken Sexualdifferenz in Körper- und Kiefergröße erhebliche Unterschiede zwischen den Geschlechtern. Da Material aus der pränatalen und der frühen postnatalen Lebensperiode in ausreichendem Maße noch fehlt, sollen weitgehende Schlußfolgerungen zunächst vermieden werden. Allgemein kann aber gesagt werden, daß die bei *Homo* zunehmende Abwinkelung zwischen Hirn- und Gesichtsschädel vollkommen fehlt, selbst wenn die Elevation während der Ontogenese nur sehr gering ist. Das stimmt mit den Ergebnissen überein, die Kummer (1953) durch Koordinaten-Transformation gewonnen hat. Unverständlich bleibt die Bemerkung von Biegert (1957), daß die „centrale Knickung“ bei *Pan* wie bei den anderen Menschenaffen im Erwachsenenalter ausgeprägter sei. Das sehr wenig umfangreiche Material (1 Kind des Stadiums I, 7 Schädel des Stadiums II, angegeben sind nur Mittelwerte ohne Streubreite) dürfte noch nicht ausreichen, um das Ausmaß des ontogenetischen Formwandels der Basis zu klären. Die „centrale Knickung“ von Biegert betrifft zudem in diesem Fall das präbasale Gebiet. Beobachtungen an embryonalen Schädeln vom Mantelpavian ergaben, daß während der postnatalen Entwicklung keine signifikanten Änderungen des Deklinationsgrades zu beobachten sind. Einbeziehung früh embryonaler Objekte zeigte jedoch eine erheblich stärkere Klinorhynchie. Der von Reinhard

Zu Seite 576

Abb. 9. Medianrisse des Kopfes von *Pan troglodytes*. a Fet 71 mm SchStlg., b Männchen, etwa 10jährig, nach Präparat der Sammlung des Anatomischen Institutes Frankfurt (Main). Schnittführung leicht paramedian. Beide auf etwa gleiche Hirnlänge gebracht. Orientierung auf die cerebrale Basisfläche als Horizontale

Abb. 9a) Schwarz = Knorpel, Ersatzknochen punktiert

Abb. 9b) Schwarz = Knochen. Beachte in b die Pneumatisation des harten Gaumens

bearbeitete Embryo von 33 mm SchStlg. zeigte eine extrem starke präbasale Kyphose neben einer erheblichen präsellären Knickung.

Vergleiche mit entsprechenden Entwicklungsstadien des Menschen lassen erkennen, daß der Ausgangszustand der Formgestaltung bei *Pan* und *Homo* recht ähnlich ist. Bei menschlichen Feten liegt der Scheitelpunkt der Basisknickung (Sphenoidal-Clivuswinkel) präsellär, während er beim Erwachsenen über die Hypophysengrube rückt (Kummer, 1952). Die Ontogenese läuft bei Mensch und Schimpanse (wie bei den übrigen Affen) völlig differente Wege. Der Ontogeneseablauf beim Menschen ist durch die Beteiligung propulsiver Prozesse gegenüber dem Verhalten der Simier gekennzeichnet (Kummer). Der Schädel des erwachsenen Menschen entspricht keinem einzigen Stadium aus der ontogenetischen Entwicklungsreihe eines Pongiden. Damit ist auch die Hypothese (Bolk), daß die Form der menschlichen Schädelbasis durch Fetalisation erklärt werden könne, abzulehnen. Auf die Faktoren, die die Basisgestaltung beeinflussen, kann in dieser Arbeit nicht eingegangen werden (s. dazu Biegert, Hofer).

b) Regio occipitalis

In die Besprechung der Occipitalregion sollen zweckmäßigerweise die Teile der Basalplatte, die zwischen den Ohrkapseln liegen, einbezogen werden. Die rostrale Grenze dieser Region sei das Dorsum sellae, denn das ganze Gebiet zwischen diesem und der Umgrenzung des Foramen occipitale magnum ist eine kontinuierlich zusammenhängende Knorpelplatte. Sie entspricht zum großen Teil der zuvor besprochenen postsellären Basis (cf. pg. 571 f.). Die Basalplatte ist im Bereich des Dorsum sellae und des vorderen Poles der Ohrkapseln noch relativ breit. Ihre schmalste Stelle liegt in Höhe der basicochleaeren Kommissur (Abb. 6, 7). Der hintere Teil der Basalplatte ist als Basioccipitale ossifiziert. Dessen Vorderrand liegt im Bereich einer Linie, die etwa die Mitte der beiden Meatus acustici int. verbindet, also im Gebiet des vorderen Teiles der Ohrkapseln. Am Hinterrand gabelt sich die Basalplatte in zwei Schenkel, die am einfachen Foramen nerv. XII (Abb. 6, 7) in die Pila occipitalis übergehen. Das Exoccipitale ist ausgebildet und umfaßt das Hypoglossus-Foramen von hinten, oben und unten. Der Vorderrand des Foramen ist noch knorplig begrenzt. Die Occipitalpfeiler liegen basal in einer schräg horizontalen Ebene und setzen sich nach auf-

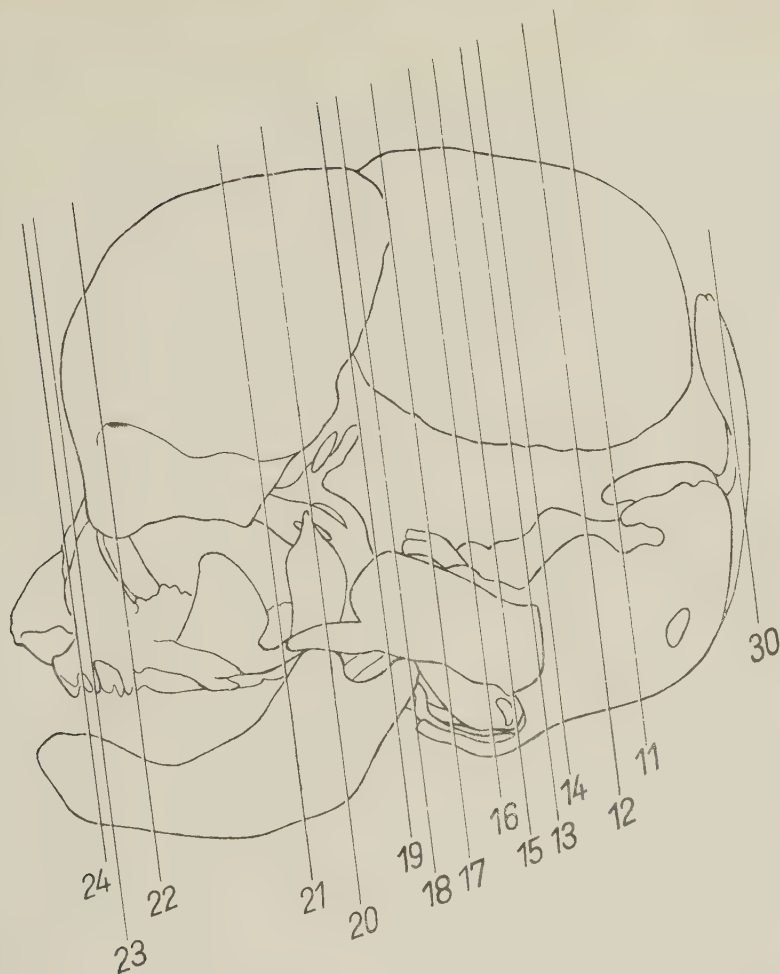


Abb. 10. Schematische Skizze des in Abb. 6, 7, 8 dargestellten Modells eines Craniums von *Pan troglodytes*, 71 mm, mit eingezeichneter Lage der in den folgenden Abbildungen dargestellten Schnitte

wärts in eine dünne Knorpellamelle fort, die schalenartig von hinten unten die äußere Wand der hinteren Schädelgrube bilden. Sie stellen die Verbindung zur Pars canicularis der Ohrkapsel her und lassen nach oben die Lamina supraoccipitalis tecti post. aus sich hervorgehen (Abb. 8). Die Pilae occipitales sind also relativ flach gelegt und wölben sich nach außen konvex vor. Die scharfwinklige Abknickung, wie sie bei den meisten Eutheria vorkommt, fehlt.

Der Befund gleicht etwa dem bei menschlichen Embryonen, und zwar deutlich mehr dem 40-mm-Stadium von Macklin als dem 80-mm-Stadium von Hertwig-Gaupp, bei dem die Umlegung der Occipitalregion des Chondrocraniums stärker ist. Auch das von Fischer modellierte *Presbytis*-Cranium zeigt ähnliche Verhältnisse wie *Pan*, während das *Macaca*-Cranium eine mehr vertikale Stellung des oberen Teiles der Occipitalpfiler besitzt. Es ist wohl keine Frage, daß die spezielle Formgestaltung dieses Gebietes im wesentlichen von der Entfaltung von Kleinhirn und Occipitallappen abhängen und daher auch je nach Entwicklungsalter innerhalb einer Art wechseln muß.

Bei der Betrachtung des Mediansagittalschnittes scheint die Ebene des Foramen magnum leicht bestimmbar und mit den Befunden an adulten Tieren vergleichbar (Abb. 9a, b). Es ist aber zu beachten, daß bei dem Fetus noch eine Incisura occipitalis superior besteht, die naturgemäß im Sagittallriß mit in Erscheinung tritt und das Bild verfälscht. An den Medianrissen messe ich den Winkel zwischen Tangente an der zerebralen Basis und Opisthion-Basion-Linie: Fetus, 71 mm: 118° ; Männchen, 10jährig: 126° . Die Stellung der Ebene des For. magnum weicht also nur in auffallend geringem Maß von der des Erwachsenen ab. Die Form des Hinterhauptslöches (Abb. 7) ist am besten zu beschreiben, indem drei Abschnitte unterschieden werden. Der rostrale Anteil, der zwischen Vorderrand und dem Gebiet der Condylen liegt, ist etwa dreieckig mit abgerundeter Spitze vorn; der Hauptteil ist oval, wobei der größte Durchmesser quer steht. Hinten dorsal schließt sich eine Incisura supraoccipitalis an (in der Abbildung nicht sichtbar). Diese ist oben bereits durch das Supraoccipitale zu einem schmalen Spalt eingengt, verbreitert sich aber nach abwärts.

Über den Verlauf der Chorda dorsalis ließ sich folgendes feststellen. Die Chorda ist in den oberen Halswirbeln nachweisbar und verläßt den Dens epistrophei an der Spitze. Sie biegt sodann nach vorn um und ist auf wenigen Schnitten retrobasilar gelegen noch sichtbar. Im Bereich der Ersatzknochenbildung sind keine Chordareste auffindbar. Hingegen ist weit rostral, dicht hinter der Hypophysengrube, nochmals ein Chordarest in präbasilarer Lage auffindbar. Dieser kann in die Basalplatte hinein verfolgt werden. Er endet intrabasilär unter dem Hinterrand der Fossa hypophyseos. Das stark wechselnde Verhalten der Chorda in ihrer Lage zur

knorpeligen Schädelbasis bei verwandten Arten und gelegentlich auch bei verschiedenen Altersstadien einer Art (Frick, 1954, Starck, im Druck) läßt keine Schlüsse von morphologischer Bedeutung zu.

Die Condyli occipitales springen in der Basalansicht (Abb. 7) stark vor. Sie schließen sich seitlich hinten an das Basioccipitale an und liegen medial vom For. nervi XII. Die Längsachsen beider Condyli schneiden sich dicht hinter dem Vorderrand der Ossifikation des Basioccipitale.

Die Lamina supraoccipitalis tecti post. schließt sich dorsal an die Occipitalpfeiler an. Sie sind nach vorn unten über eine Commissura supraoccipitocapsularis mit der Pars canicularis der Ohrkapsel verbunden (Abb. 7) und enden vorn oben in einem Knorpelzapfen, der das Rudiment einer Lamina supracapsularis darstellt. Eine Lamina parietalis fehlt.

Die außerordentlich geringe Ausbildung der Seitenwand des Chondrocraniums ist eines der Hauptkennzeichen unseres Stadiums. Bei dem jungen Hamadryas (33 mm) von Reinhard schließt sich eine wohl entwickelte Lamina parietalis an die L. supracapsularis an. Bei *Macaca irus* (25 mm, Fischer) ist die Seitenwand ebenfalls vollständig, während bei *Presbytis cristatus* (25 mm, Fischer) wenigstens eine ausgedehntere Lam. supracapsularis nachweisbar ist. Der Befund bei *Pan* ähnelt am meisten dem Zustand bei dem menschlichen 20- und 21-mm-Embryo (Kernan, Lewis), wobei aber zu bemerken ist, daß dieses Stadium im ganzen noch eine unvollständige Ausbildung des Chondrocraniums zeigt und im Reifegrad keineswegs unserem Material vergleichbar ist. Bei älteren menschlichen Feten (Fawcett, 30 mm; Macklin, 40 mm; Gaupp-Hertwig, 80 mm) ist die Ausbildung der Seitenwand etwas vollkommener als bei *Pan*, obgleich unser Fetus diesen menschlichen Entwicklungsstadien einigermaßen im Reifegrad entspricht.

Die Basalplatte ist rostral durch eine sehr breite Commissura basicapsularis anterior mit der Pars cochlearis der Ohrkapsel verbunden (Abb. 6, 7). Auf diese folgt eine kurze Fissura basicochlearis, die durch eine schmale Commissura basicapsularis posterior von der Fissura metotica getrennt wird (Abb. 6). Letztere ist hinten durch eine Comm. exoccipitocapsularis abgeschlossen. Über der Fiss. supraoccipitocapsularis (For. jugulare spurium) findet sich eine breite Comm. supraoccipitocapsularis (Abb. 8). Die verschiedenen Möglichkeiten des Auftretens von

Verbindungen der Ohrkapsel mit der Basalplatte sind zuletzt bei Reinbach zusammengestellt. Die Variationsmöglichkeiten sind erheblich, so daß diesen Strukturen kein Wert für phylogenetische Beziehungen zukommen dürfte. Immerhin ist es von Interesse, daß der Fetus von *Pan* sich in dieser Region deutlich von den meisten bisher untersuchten Primaten unterscheidet. Die Fissura basicochlearis fehlt völlig (sekundär?) bei *Macaca*, *Presbytis*, *Papio hamadryas* und *Homo* (Reste der Spalte können nachweisbar sein). Sie ist aber bei *Tupaia*, *Nycticebus*, *Tarsius* und *Saimiri* vorhanden (Henckel).

Die Laminae supraoccipitales sind durch ein breites Tectum posterius miteinander verbunden. Es ist bereits vollständig ossifiziert (Supraoccipitale, Abb. 7, 8) und steht nahezu senkrecht auf der Basisebene (Abb. 9a).

Das untersuchte Stadium von *Pan* besitzt eine ausgeprägte und typische Lamina alaris. Diese schiebt sich als breite Platte, von den Occipitalpfeilern ausgehend, unter die Ohrkapsel (Abb. 7, 11, 12). Dadurch entsteht ein Recessus supraalaris. Der freie Rand der Lamina verschmilzt medial vorn mit der Pars canicularis der Ohrkapsel. Sie schiebt sich unter den occipitalen Teil der Fissura metotica vor. An der vorderen, lateralen Ecke ist ein kurzer, aber deutlicher Proc. paracondylicus auf der rechten Kopfseite ausgebildet. Dieser kommt der Wurzel der Hyalbogenspange (Crista parotica, Anfang des Proc. styloides) sehr nahe. Auf der linken Kopfseite (Abb. 7) ist es nun zu einer homokontinuierlichen Knorpelverbindung zwischen Lamina alaris bzw. Proc. paracondylicus und Hyalbogenspange gekommen. Lateral der Verschmelzungsstelle bleibt die Wurzel des Hyalbogens noch für eine kurze Strecke frei. Dadurch erscheint die Knorpelplatte hier perforiert (Abb. 7). Durch die Öffnung verläßt der N. VII die Tympanalregion (cf. pg. 595). Dieser Befund erscheint wichtig, zumal die Morphologie der Lamina alaris in letzter Zeit mehrfach diskutiert wurde (Reinbach, Kummer-Neiß, Frick, Starck).

Kurz zusammengefaßt, ergibt sich folgendes. Die ursprüngliche Beschreibung und Definition der Lamina alaris (Voit, 1909) deckt sich mit unserer Darstellung der Befunde bei *Pan*. In der Folgezeit wurde die Bezeichnung L. alaris mehrfach für die Knorpelverbindung zwischen Ohrkapsel und Pila occipitalis (= Comm. exoccipitocapsularis) angewandt (Fawcett, Michelson). Reinbach hat klargestellt, daß man von einer Lamina alaris nur sprechen dürfe,

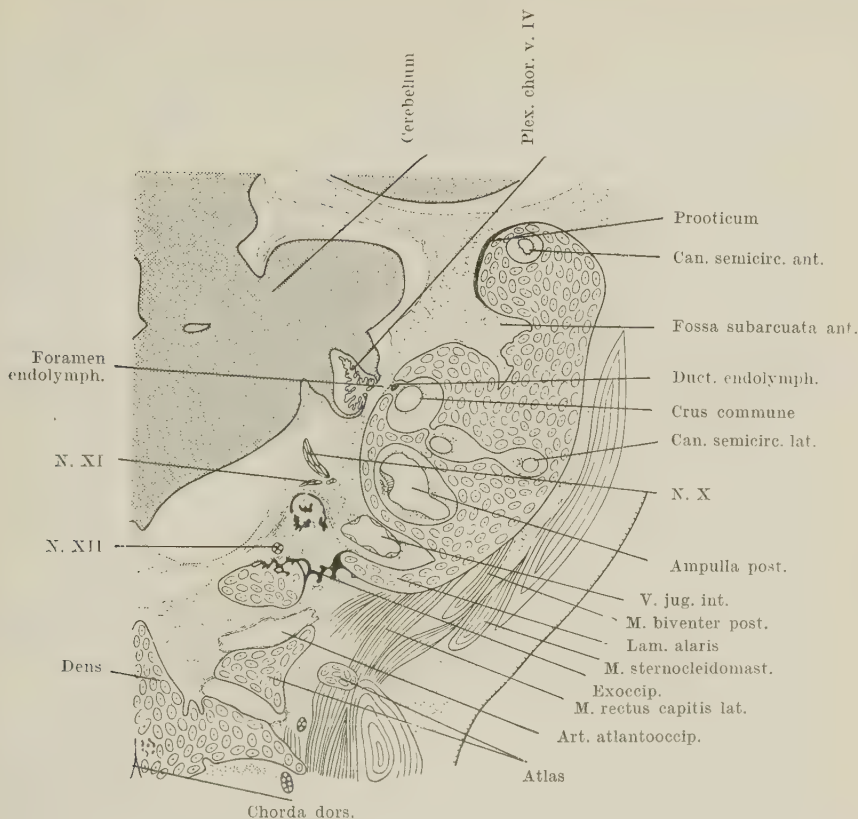


Abb. 11. Schnitt durch die Pars canicularis der Ohrkapsel, Lamina alaris und Recessus supraalaris, Ansatz des Musc. rectus capitis lateralis. Fossa subarcuata ant. Foramen endolymphaticum mit Anheftung des Plexus chorioideus ventr. IV. Beginnende Ossifikation (Prooticum), Kopfgelenke (Schnitt 249—2)

wenn eine Platte sich unter Bildung eines Recessus supraalaris unter die Ohrkapsel schiebt. Schwierigkeiten hat auch die Definition eines Proc. paracondylicus, der mehrfach mit der Ecke der Lamina alaris gleichgesetzt wurde, gemacht. Es hat sich aber herausgestellt, daß beide Bildungen unabhängig voneinander vorkommen können. Sind beide Gebilde vorhanden, dann entspringt der Proc. paracondylicus von der vorderen, äußeren Ecke der Lamina. Aber auch bei Fehlen einer Lamina alaris kann ein Proc. paracondylicus vorhanden sein (*Myotis*, *Rousettus*). Nach Levi (1900) entspricht der Proc. paracondylicus den verschmolzenen Querfortsätzen der Occipitalwirbel.

Diese Homologisierung stützt sich darauf, daß der *Musc. rectus capitis lateralis* von *Proc. paracondylicus* entspringt. Nun hat Reinbach (1952) die Ursprungsverhältnisse der Muskeln in dieser Gegend untersucht und festgestellt, daß der *M. rectus cap. lat.* bei *Mus* und *Oryctolagus* von der Unterseite der *Lamina alaris* entspringt, während bei diesen Formen vom *Proc. paracondylicus* der hintere Biventerbauch entspringt. Aus diesem Grunde nimmt Reinbach wenigstens teilweise Homologie von *Proc. paracondylicus* und *Lamina alaris* an. Frick (1954) hat dieser Auffassung widersprochen und auf die Wahrscheinlichkeit hingewiesen, daß die Muskelursprünge sich verlagern können, also keine zuverlässigen Kriterien für die Homologie von Skeletteilen darstellen müssen. Die Verlagerung des Muskelursprungs auf die Ohrkapsel bei *Dasypus* spricht für die Richtigkeit dieser Deutung. Der basale Abschnitt des *Proc. paracondylicus* kann in die *Lamina alaris* aufgenommen sein, und die Abgrenzung beider Strukturen gegeneinander kann daher unmöglich werden. Reinbach (1955) hat sich dieser Deutung, die auch von Kummer-Neiß vertreten wird, angeschlossen. Damit stimmt Reinbach der Auffassung zu, daß zwei verschiedenwertige Strukturelemente am Aufbau dieser Region beteiligt sein können, ein phylogenetisch altes, der *Proc. paracondylicus* als Verschmelzungsprodukt der *Proc. transversi* der Occipitalwirbel, und eine Neubildung der *Eutheria*, die eigentliche *Lamina alaris*. Bei unserem Material vom Schimpansen entspringt der *M. rectus capitis lateralis* vom *Proc. paracondylicus* in typischer Weise und dehnt sein Ursprungsareal auf die Unterseite der *Lam. alaris* aus (Abb. 11, 12). Reinbach und Frick haben zugleich die Frage aufgeworfen, ob an der Bildung des *Proc. paracondylicus* nicht auch Material des Hyalbogens beteiligt sein könne, da gelegentlich auch der *Musc. biventer post.* von diesem Fortsatz entspringt (*Myotis*, *Mus*, *Oryctolagus*, hier auch Ursprung des *M. stylohyoideus* vom *Proc. paracond.*) und da beim Kaninchen eine Bandverbindung zwischen Hyale und *Proc. paracondylicus* vorkommt (Frick-Heckmann, 1955). Diese Annahme konnte bisher nicht durch direkte Argumente untermauert werden. Die teilweise kontinuierliche Verschmelzung von Hyalbogen und *Lamina alaris* (bzw. *Proc. paracondylicus*) bei *Pan*, die in diesem Fall offenbar spät und daher wohl sekundär zustande kommt, weist nun tatsächlich auf nähere Beziehungen beider Elemente hin und läßt die Aufnahme von Hyalbogenmaterial in die umstrittenen Strukturen sehr wahrscheinlich erscheinen.

Die Kopfgelenke sind typisch ausgebildet, die Gelenkkapseln sind differenziert (Abb. 11, 12). Die Gelenkspalten der fünf Gelenke stehen nicht miteinander in Verbindung. *Pan* folgt also dem pentacoelen Typ.

c) Regio otica

Die Ohrkapsel zeigt eine klare Gliederung in Pars canalicularis und Pars cochlearis (Abb. 6, 7, 8). Die Längsachsen beider Ohrkapseln sind schräg von hinten lateral nach vorn medial gerichtet und schneiden sich relativ weit hinten, etwa über der Hypophysengrube (Abb. 6). Im ganzen liegen die Ohrkapseln nahezu subcerebral. Insoweit ähneln die Verhältnisse sehr den Befunden am Menschen. Die relative Größe der Ohrkapseln in Relation zum Hirncavum läßt sich am Modell kaum sicher bestimmen und soll daher nicht in Zahlenwerten angegeben werden. Beim Vergleich mit dem menschlichen Cranium von Hertwig-Gaupp gewinnt man aber den deutlichen Eindruck, daß dieses Verhältnis bei *Pan* zugunsten der Ohrkapseln verschoben ist. Abweichend gegenüber *Homo* verhält sich auch die Lage des vorderen (oberen) Bogenganges. Während beim Menschen die obere Wand der Schneckenkapsel und der höchste Punkt der Pars canalicularis (im Bereich der Prominentia semicircul. ant.) annähernd in einer Ebene liegen, überragt beim Schimpansenfetus der vordere Bogengangswulst beträchtlich das Niveau der Schneckenkapsel nach oben.

Auf die Seitenwandbildungen im Bereich der Ohrkapsel war zuvor hingewiesen worden (s. S. 581). Auch die Kommissuren zwischen Basalplatte und Ohrkapsel und ihr von den Befunden am menschlichen Cranium abweichendes Verhalten wurde im Zusammenhang mit der Besprechung der Occipitalregion besprochen. Hier bleibt zu notieren, daß an dem von uns untersuchten Stadium eine Knorpelverbindung zwischen vorderem Pol der Schneckenkapsel und Processus alaris der Lamina hypophyseos (Commissura alicochlearis) vollständig fehlt. Der Befund entspricht dem bei älteren menschlichen Feten (Hertwig-Gaupp), während in jüngeren Stadien (30 mm; Jacoby, 1895) eine solche Verbindung nachweisbar ist. Einen Processus alicochlearis, der vom Hinterrand des Proc. alaris ausgeht und die Ohrkapsel fast erreicht, fand Kernan bei einem Embryo von 20 mm. Bei Macklins 40-mm-Stadium wurde ein Knorpelchen über dem vorderen Pol der Ohrkapsel beschrieben, das möglicherweise als Rest einer temporär

auftretenden Comm. alicochlearis gedeutet werden kann. Eine Comm. alicochlearis ist bei dem untersuchten Stadium von *Tupaia* (Henckel) vorhanden, fehlt aber bei *Tarsius* (24 mm; Fischer, Henckel), *Nycticebus coucang* (30 mm, Henckel), *Loris tardigradus* (verschiedene Stadien, Ramaswami), *Saimiri* (24 mm, Henckel), *Alouatta* (36 mm, Kummer; unveröff.), *Presbytis* und *Macaca* (Fischer). Für *Tarsius* gibt Henckel das Vorkommen eines rudimentären Proc. alicochlearis am Proc. alaris an. Eine wohl ausgebildete alicochleare Kommissur finde ich bei einem alten Stadium von *Propithecus* (26 mm Kopflänge). Bähler erwähnt sie für *Microcebus*, und Reinhard fand sie sehr gut ausgebildet bei einem jungen Stadium (33 mm) von *Papio hamadryas*. Über die verschiedenen Versuche zur morphologischen Deutung des Gebildes haben Reinbach, Roux und Starck (im Druck) kürzlich aus-

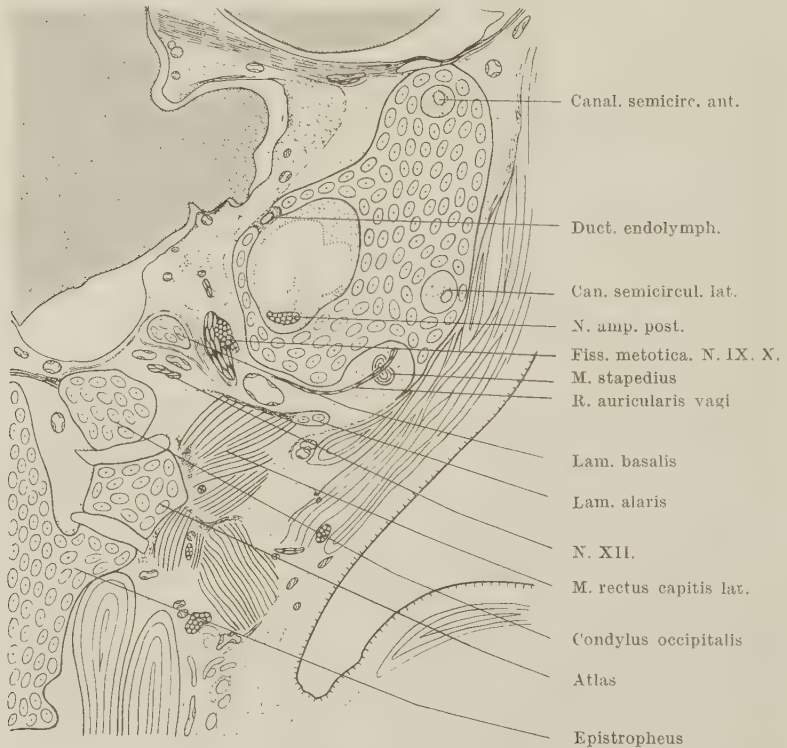


Abb. 12. Pars canalicularis der Ohrkapsel. Foramen hypoglossi und Fissura metotica. Vorderrand der Lamina alaris. Foramen endolymphaticum. Nerv. auricularis vagi. Kopf-gelenke (Schnitt 239—2)

fürhlich berichtet, so daß sich eine nochmalige Stellungnahme hier erübrigt.

Während die Pars cochlearis der Ohrkapsel vollständig basal und subcerebral liegt, bildet die Pars canicularis einen Teil der Seitenwand der hinteren Schädelgrube (Abb. 6, 8, 12, 12, 13). Im Bereich der Ohrkapsel hat die Ersatzknochenbildung gerade begonnen, und zwar findet sich im Bereich der Prominentia semicircularis anterior jederseits über der Fossa subarcuata (Abb. 6, 11) eine beginnende, perichondrale Knochenauflagerung, die noch nicht zu nennenswerten Abbauvorgängen am Knorpel geführt hat. Es handelt sich also um das vordere canaliculäre Ossifikationszentrum (Augier), das dem Prooticum entsprechen dürfte und bei Homo in der Regel gleichzeitig (Fetus 110–115 mm) mit dem Opisthoticum und dem hinteren canaliculären Zentrum erscheint. Von diesen beiden ist bei *Pan* noch nichts zu finden.

Die Pars canicularis geht vorn medial in die Schneckenkapsel über und trägt hinten lateral die Verbindung zur Occipitalregion. Mediale und laterale Fläche sind frei. Das Relief des Bogengangsapparates ist oberflächlich erkennbar, doch ist eine Prominentia semicircularis lateralis kaum angedeutet. Besser hebt sich die Prom. semicircularis post. an der Außenfläche ab. Sehr deutlich ist das Relief des vorderen vertikalen Bogenganges (Prominentia semicircularis ant.) sichtbar (Abb. 6, 11). Vorderer Bogengang und Crus commune begrenzen gemeinsam die ausgeprägte Fossa subarcuata anterior (Abb. 6, 11). Basal von dieser findet sich die lange, spaltförmige und horizontal gestellte Öffnung für den Ductus endolymphaticus (Abb. 6, 11, 12). Dieser verläuft in dem Spalt schräg nach hinten und erweitert sich im occipitalen Teil der Öffnung zum Saccus endolymphaticus. Im Bereich des Foramen endolymphaticum liegt die Dura und mit dieser der Plexus chorioideus des vierten Ventrikels der Knorpelwand der Ohrkapsel an (Abb. 11), ohne daß extradurales Mesenchym zwischengelagert wäre. Der Plexus chorioideus kommt dadurch in nahen Kontakt zum Ductus endolymphaticus. Hingegen bestehen keine Beziehungen zwischen Plexus und Fossa subarcuata. Diese enthält nur lockeres Mesenchym und bleibt auch frei vom Flocculus (Paraflocculus). In diesem Zusammenhang muß kurz auf die Behauptungen von Delattre (1950, 1951) eingegangen werden, zumal dieser Autor auch Befunde an „Anthropoiden“ zur Stütze seiner Meinung anführt (um welche Gattungen es sich dabei

handelt, wird nicht angegeben). Delattre meint, daß die Fossa subarcuata bei *Felis* und *Mus* erst postnatal auftritt und daß dann sehr schnell der Flocculus in sie eintritt. Bei Mensch und Anthropoiden soll hingegen die Fossa nur in den ersten drei Graviditätsmonaten ausgebildet sein und dann schwinden. Nun ist im Schrifttum seit langem bekannt, daß bei vielen Säugern die Fossa subarcuata relativ früh in der Embryonalzeit erscheint und keinerlei Beziehungen zum Flocculus hat. Diese Angaben sind durch sorgfältige

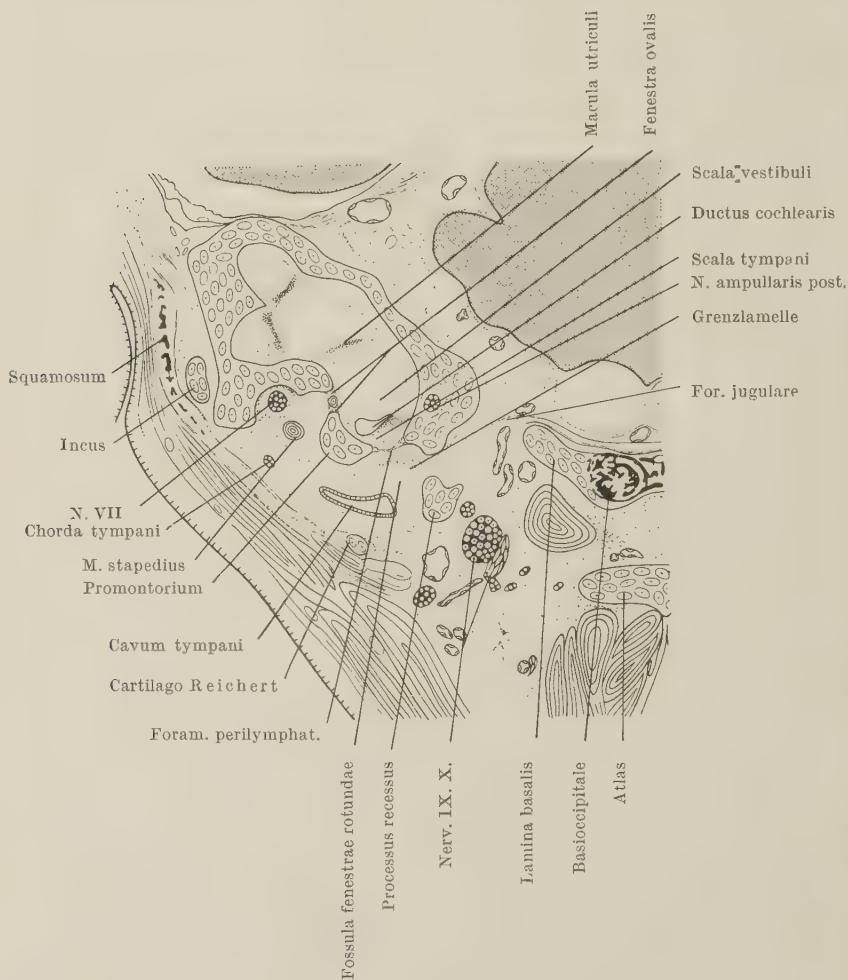


Abb. 13. Schnitt durch die Gegend des Foramen perilymphaticum Grenzgebiet zwischen Pars canalicularis und Pars cochlearis. Fossa fenestrae rotundae und Processus recessus (Schnitt 228—2)

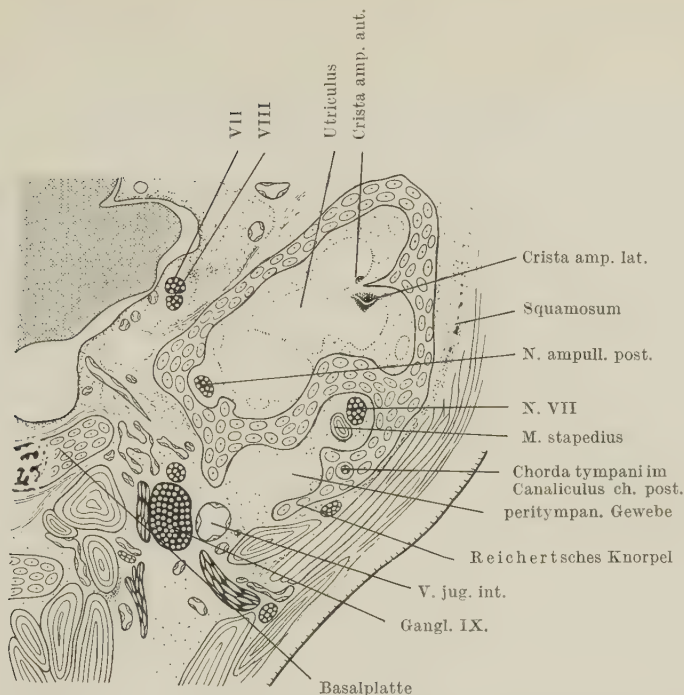


Abb. 14. Schnitt durch die Gegend des Canaliculus chordae tympani posterior. Wurzelgebiet des Reichertschen Knorpels (Schnitt 227—1)

Untersuchungen an umfangreichem Material aus verschiedenen Säugergruppen in letzter Zeit von Frick, Kummer-Neiß und Reinbach überprüft worden. Dabei ergab sich die Haltlosigkeit der Angaben von Delattre. Es sei hier nur hervorgehoben, daß auch der Schimpanse sich in die Befunde dieser Autoren einfügt. Weder Flocculus noch Plexus chorioideus stehen in irgendeiner näheren Beziehung zur Fossa subarcuata. Die von Delattre angenommenen „connexions épendymo-craniennes“ bestehen also auch beim Schimpansen nicht. Selbst dort, wo Tela chorioidea (nicht „Ependym“, wie Delattre annimmt) und Ductus endolymphaticus sich nahe kommen, bleibt eine Bindegewebslage zwischen beiden Gebilden erhalten, und beide Gebilde bleiben auch hier in einem erheblichen Abstand von der Fossa subarcuata.

Die Entstehung der Fenestra rotunda und die Umbildungen im Bereich des Foramen perilymphaticum der Säuger waren lange Zeit strittig. Durch die Untersuchungen von Frick (1952, 1953a, b,

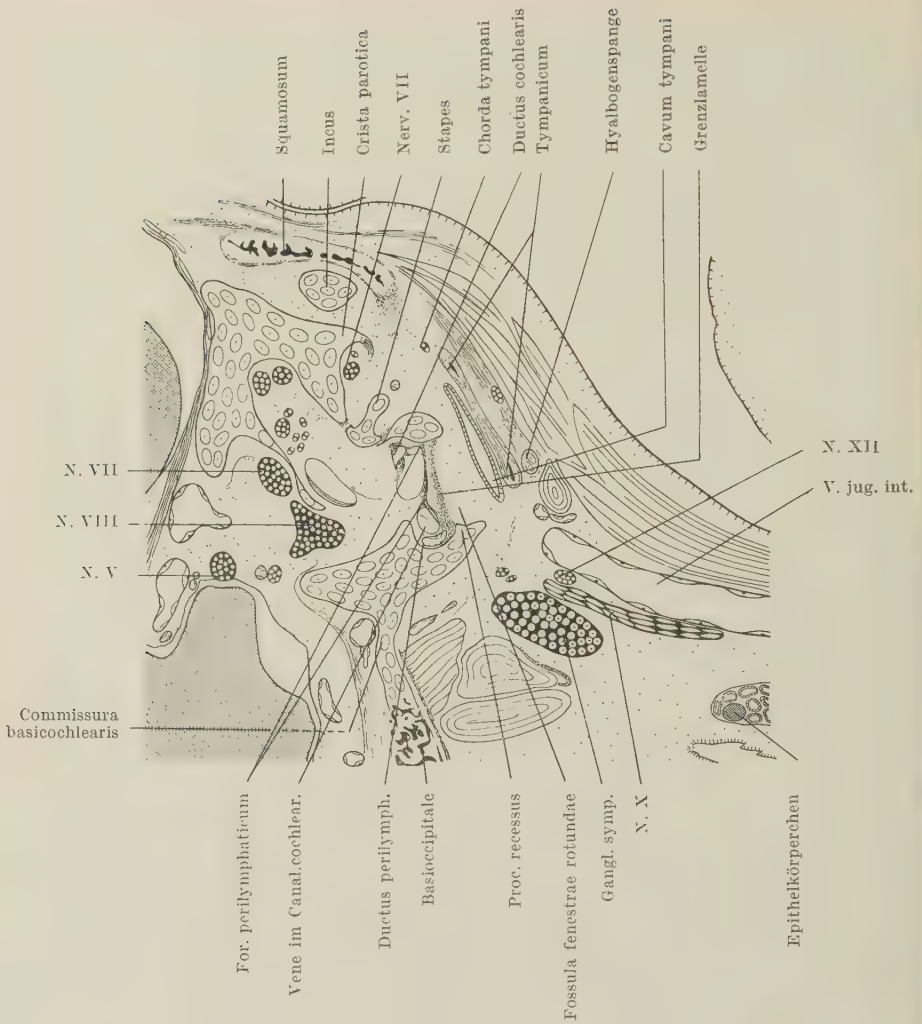


Abb. 15. Schnitt durch den Meatus acusticus internus, durch Foramen perilymphaticum, Fossula fenestrae rotundae, Fenestra ovalis mit Stapes und Tympanalregion (Schnitt 212—2)

1954; D. Starck, im Druck) wurde klargestellt, daß nicht, wie Gaupp und Voit annahmen, das Foramen perilymphaticum der Reptilien durch einen Knorpelfortsatz in Fenestra rotunda und Aquaeductus cochleae zerlegt wird, sondern daß der zur Diskussion stehende Knorpelfortsatz (Proc. recessus De Beer), der den Boden der Schneckenkapsel mit dem Boden der Pars canicularis

(Prom. utriculoampull. inf.) verbindet, nur mit seiner medialen Kante die Ebene des Foramen perilymphaticum erreicht. Er unterteilt ausschließlich mit dieser medialen Kante das Foramen perilymphaticum in die lateral gelegene Fenestra rotunda und den medial gelegenen Aquaeductus cochleae. So wird zwischen oberer lateraler Fläche des Processus recessus, Membrana tympani secundaria und einem Teil der Ohrkapselwand ein Raum umgrenzt, in den ein Divertikel der Paukenhöhle eindringt, die Fossula fenestrae rotundae (Abb. 7, 14, 15). Während diese in der Humananatomie lange bekannt war, wurde vergleichend-anatomisch die wahre Lage der Membrana tympani secundaria lange Zeit verkannt und die Fenestra rotunda (Lage der Membrana tymp. sec.) mit dem Eingang in die Fossula fenestrae rotundae verwechselt. Frick konnte mit dem Nachweis eines wohl allgemeinen Vorkommens der Fossula bei Eutheria und mit der Aufklärung der Genese der Membran die Morphologie dieser Region erklären. Der Befund bei unserem Material von *Pan* deckt sich vollkommen mit den Bildern von entsprechenden Stadien vom Menschen (Frick, Abb. 13, 15). Die durch den Proc. recessus geschaffene Brücke zwischen Schneckenkapsel und Pars canalicularis ist vollständig gebildet, so daß über die Art des Auswachsens des Processus keine Aussagen mehr gemacht werden können. Auch bei dem 33-mm-Stadium von *Papio hamadryas* (Reinhard) war dieser Endzustand bereits erreicht.

Bei *Homo* bildet sich der definitive Processus recessus aus einem größeren hinteren und einem kleineren vorderen Knorpelfortsatz, die miteinander bei Feten von 68 mm SchStlg. bereits verschmolzen sind. Frick findet, daß sich die beiden Knorpelzapfen bei einem Embryo von 42 mm SchStlg. schon berühren. Das Niveau des Foramen perilymphaticum wird allerdings erst bedeutend später erreicht.

Die Medialfläche der Ohrkapsel zeigt im Übergangsbereich zwischen Pars cochlearis und Pars canalicularis eine flache muldenartige Vertiefung, die Anlage des Meatus acusticus internus (Abb. 6). *Pan* besitzt zwei Austrittsöffnungen für Äste des Nerv. VIII, das mehr rostral und basal gelegene weite Foramen acusticum inferius für den Ramus inferior N. VIII und das engere, mehr occipital und dorsal gelegene Foramen acusticum superius (Ram. sup. N. VIII). Ein selbständiges Foramen singulare fehlt im Gegensatz zu *Papio hamadryas* (Reinhard), *Presbytis* (?) und *Homo*. Der Ramus ampullaris post. (Abb. 12, 13, 14) ist

allerdings bei dem Schimpansenfetus auffallend stark. Der Ramus sup. führt die Ram. ampullares anterior, lateralis, den Ramus utricularis und einen sehr zarten Ram. saccularis superior. Dem Ramus inferior gehören die Rami cochleares, R. saccularis inferior und Ram. ampullaris posterior an.

Die laterale Fläche der Ohrkapsel zeigt im Bereich der Pars canalicularis eine sehr geringe Modellierung. An typischer Stelle findet sich an der Außenseite der Ohrkapsel eine Crista parotica (Abb. 7, 8, 15), die sich nach abwärts in den Proc. styloides fortsetzt. Auf die einseitige Fusion der Hyalbogenspange mit der Lamina alaris (Abb. 7, cf. pg. 582) sei nochmals ausdrücklich hingewiesen.

An der Medialseite der Crista parotica findet sich jederseits ein etwa 200 μ langer Kanal (Abb. 14) dort, wo sich die Crista in den Proc. styloides fortsetzt. Er enthält die Chorda tympani. Ein derartig allseits knorplig umschlossener Chorda-Kanal ist meines Wissens bisher nie beschrieben worden. Nach allgemeiner Auffassung wird die Chorda tympani, die zunächst in ihrem ganzen Verlauf außerhalb des Chondrocraniums liegt, beim Menschen recht spät erst durch Zuwachsknochen, ausgehend von den Ossifikationen der Ohrkapsel, umschlossen (von Spee). Nach Augier (1931) entsteht der Canaliculus posterior chordae tympani durch Aneinanderlagerung von Tympanicum und Petrosum. Bast und Anson erwähnen in ihrer Monographie über das Schläfenbein (1949) nichts über die Entstehung des Chordakanals. Die Crista parotica geht vorn in ein gut ausgebildetes Tegmen tympani über (Abb. 6, 7, 8, 16). Dies steigt schräg nach vorn und lateral auf, besitzt aber keinen nach abwärts abgebogenen Teil (Abb. 16), so daß die Gehörknöchelchen, insbesondere der Incus, seitlich frei liegen. Medial hinten geht das Tegmen in die hintere Wurzel der suprafacialen Kommissur über (Abb. 6). Im allgemeinen darf das Tegmen als eine Neubildung der höheren Eutheria aufgefaßt werden. Es fehlt den Monotremen und Marsupialia (bei *Didelphis* aber in der Anlage vorhanden, Toeplitz) und ist bei Eutheria sehr verschieden ausgebildet. Bei den bisher untersuchten Entwicklungsstadien von Primaten, die noch keine geschlossenen Ontogenesereihen des Craniums umfassen, ergaben sich sehr differente Bilder, die zum großen Teil wohl durch das verschiedene Alter des Untersuchungsgutes zu erklären sind. Relativ schwach scheint das Tegmen bei den untersuchten Prosimiae ausgebildet zu sein (*Tarsius*, *Nycticebus*).

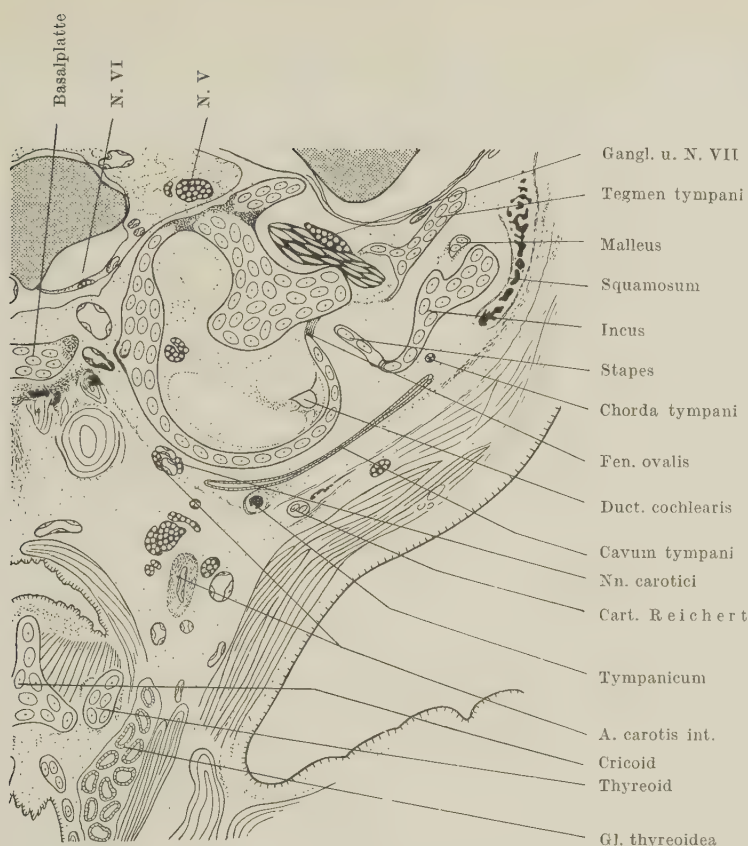


Abb. 16. Hinterer Teil der Pars cochlearis der Ohrkapsel, Verlauf des Nervus VII, Tegmen tympani, Tympanalregion (Schnitt 197—2)

Nach den stark schematisierten Abbildungen von Ramaswami zu urteilen, besitzt *Loris tardigradus* (22 mm) offenbar ein Tuberculum tympani mit Incisur für den Facialisdurchtritt (?). Nach Frei ist es bei *Avahis* vorhanden. Bei *Propithecus* (26 mm Kopf-länge) finde ich ein sehr gut ausgebildetes Tegmen. Bei *Presbytis* ist es gut entwickelt (Fischer), bei *Papio hamadryas* (33 mm, Reinhard) fehlt es fast ganz. Nur bei *Homo* ist die Entwicklung des Tegmen genauer bekannt. Bemerkenswert ist, daß ein erheblicher Ausbau durch nicht knorplig präformierten Zuwachsknochen besonders vorn medial erfolgt (Bromann, Gaupp). Ähnliches dürfte auch für andere Arten zutreffen. Bei Macklins menschlichem Embryo von 40 mm ist das Tegmen tympani ein unbedeu-

tender Knochenhöcker. Bei dem Cranium, welches Hertwig-Gaupp bearbeiteten (80 mm), reicht es wesentlich weiter nach rostral, hat aber offenbar auch jetzt noch nicht das Maximum seiner Ausbildung erreicht. Bei unserem Schimpansenfetus ist es deutlich stärker ausgebildet als bei *Homo* 80 mm, was mit der vergleichsweise stärker fortgeschrittenen Entwicklungsstufe des *Pan*-Embryos im Einklang steht. *Pan* zeigt zwischen Schneckenkapsel und medialem Rand des Tegmen tympani eine tiefe Incisur, die sich hinten erweitert und den Nerv. facialis durchtreten läßt (Abb. 6). Zu einer vollständigen knorpiligen Umfassung dieses sekundären VII-Durchtrittes ist es aber noch nicht gekommen.

Der Facialisaustritt wird von einer massiven suprafacialen Kommissur überbrückt (Abb. 6, 8). Dies primäre Facialisforamen liegt dicht medial und rostral des Foramen acusticum superius. Eine Commissura suprafacialis fand sich bisher bei allen untersuchten Säugercranien mit Ausnahme der Pinnipedia, von denen allerdings nur 2 Individuen (*Leptonychotes weddelli*, Fawcett, 1918, 27 mm Länge, und *Mirounga leonina*, Kummer-Neiß, 1957, 103 mm Länge) untersucht sind. Da der Befund von Fawcett sich auf das Cranium eines sehr jungen Stadiums stützt, wurde allgemein angenommen (Fawcett, Reinbach), daß die Kommissur bei *Leptonychotes* noch gebildet würde. Der neue Befund an einem wesentlich älteren Stadium von *Mirounga* läßt doch vermuten, daß eine Besonderheit des Pinnipiediercraniums vorliegt. Selbst wenn in älteren Stadien von *Mirounga* noch eine Kommissur gebildet werden sollte, so würde ein derart verzögertes Auftreten der Knorpelspange von dem Verhalten der übrigen Eutheria abweichen. Bei einem erwachsenen Weibchen von *Mirounga angustirostris* fand ich gleichfalls, daß der Nerv. facialis frei und von Knochen unbedeckt in einem Sulcus über die Kante des Petrosums verläuft, daß also auch hier ein Äquivalent der Commissura suprafacialis fehlt. An die suprafaciale Kommissur schließt sich bei *Pan* in typischer Weise lateral das Cavum supracochleare (Voit) an. In diesem Gebiet liegt das Ganglion geniculi und der Abgang des Nerv. petrosus superfic. major vom VII-Stamm. Nach dorsal ist das Cavum supracochleare nahezu unbedeckt, d. h., eine knorpelige Verbindung zwischen Commissura suprafacialis und Tegmen tympani existiert nicht; eine äußere suprafaciale Brücke fehlt. Zwischen Tegmen und lateraler Wand der Schneckenkapsel bleibt ein enger Schlitz, durch den der Nervus facialis das Schädelcavum (Cavum supracochleare)

verläßt und den Sulcus facialis unter der Crista parotica betritt. Eine Apertura tympanica ist also nur angedeutet. Ob es bei *Pan* während des Knorpelstadiums überhaupt schon zu einer Ausbildung einer lateralen suprafacialen Kommissur kommt, ist fraglich. Bei *Homo* scheinen die Verhältnisse individuell zu wechseln (Broman, 1899). Der weitere Verlauf des Nervus facialis bei *Pan* zeigt keine Besonderheiten. Er verläuft im Sulcus facialis abwärts, liegt lateral vom Musc. stapedius (Abb. 14, 15, 16), gelangt hinter die Hyalbogenspange und umschlingt diese in typischer Weise von lateral her. Auf der linken Seite verläßt der Nerv. VII die Tympanalregion durch das allseits von Knorpel umfaßte Foramen, das zwischen Reichertschem Knorpel und Lamina alaris oberhalb der Fusionsstelle (cf. pg. 582) ausgespart bleibt (Abb. 7). Eine, bei *Eutheria* vielfach beobachtete Tendenz zur Rückverlagerung der Anheftungsstelle des Hyalbogens am Cranium macht sich also auch in diesem Fall bemerkbar (Starck, im Druck). Das Verhalten der Chorda tympani ist typisch, wenn wir von dem neuartigen Befund eines knorplig umgrenzten Canaliculus chordae posterior (cf. pg. 592 und Abb. 14) absehen. Sie verläuft wie bei *Homo* über die Sehne des Musc. tensor tympani (nach Voit kreuzt sie bei *Oryctolagus* unter der Sehne) und tritt dann in üblicher Weise an die mediale Seite des Meckelschen Knorpels. Hier hat die Chorda sehr enge Beziehungen zu einem winzigen Knochensplitterchen, der Anlage des Goniale, dem sie sich für eine kurze Strecke medial anlegt, ohne diesen Deckknochen zu durchbohren (Abb. 17).

Die Binnenräume der Ohrkapsel: Recessus utriculo-saccularis superior (Recessus utriculi, Ampulla ant. und lat.) und Recessus utriculosaccularis inferior (Ampulla post. und unterer Teil des Utriculus) bilden einen großen gemeinsamen Raum, in den eine schwach entwickelte Crista intervestibularis hineinragt. Der Verlauf der Bogengänge war zuvor erörtert worden und zeigt keine Besonderheiten. Erwähnenswert ist, daß im Gegensatz zu *Oryctolagus* (Voit) und vielen anderen Formen (Roux) auch das untere Endstück des seitlichen und das ampulläre Ende des hinteren Bogenganges durch eine Knorpelwand getrennt bleiben.

Das Septum spirale cochleae ist als knorplige Scheidewand zwischen den einzelnen Schneckenwindungen angelegt und ragt zunächst hinten von der oberen, weiter vorn von der lateralen und schließlich von der unteren Wand der Pars cochlearis ausgehend ins Cavum vor. Es steht mit dem Septum metacochleare in Ver-

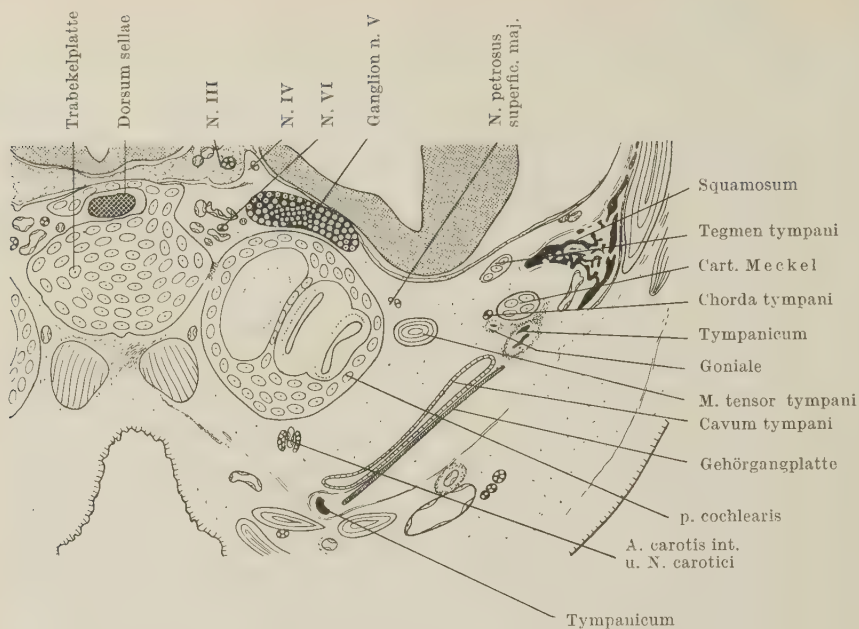


Abb. 17. Pars cochlearis der Ohrkapsel, Dorsum sellae, Hypophysengrube, Meckelscher Knorpel, Goniale, Verlauf der Chorda tympani, des Nerv. petrosus superfic. major und der Art. Carotis interna (Schnitt 166—2)

bindung, das den Recessus anterior von medial und vorn begrenzt und so zugleich die Grenze zwischen Cavum cochleare und Cavum vestibulare bildet.

d) Regio orbitotemporalis

Die Trabekelplatte ist die Fortsetzung der Basalplatte, in die sie kontinuierlich übergeht. Sie zeigt ihre größte Breite im Bereich der Hypophysengrube (Abb. 6, 17, 18), verschmälert sich in Höhe der Foramina optica um ein Geringes und geht dann unter erheblicher Verschmälnerung in das Septum nasi über. In der Dorsalansicht (Abb. 6) ist wegen der unscharfen Abgrenzung gegenüber Radix praeoptica und Planum supraseptale der Basisanteil schwer gegen die genannten Strukturen zu bestimmen. Ein seichtes, nach rostral-medial konvergierendes Furchenpaar deutet die Begrenzung an. In der Basalansicht ist die Lamina trabecularis deutlich kiel-förmig (Abb. 7, 21), so daß im Grenzbereich gegen die Nasenkapsel ein Septum interorbitale mäßigen Grades erscheint. Die Be-

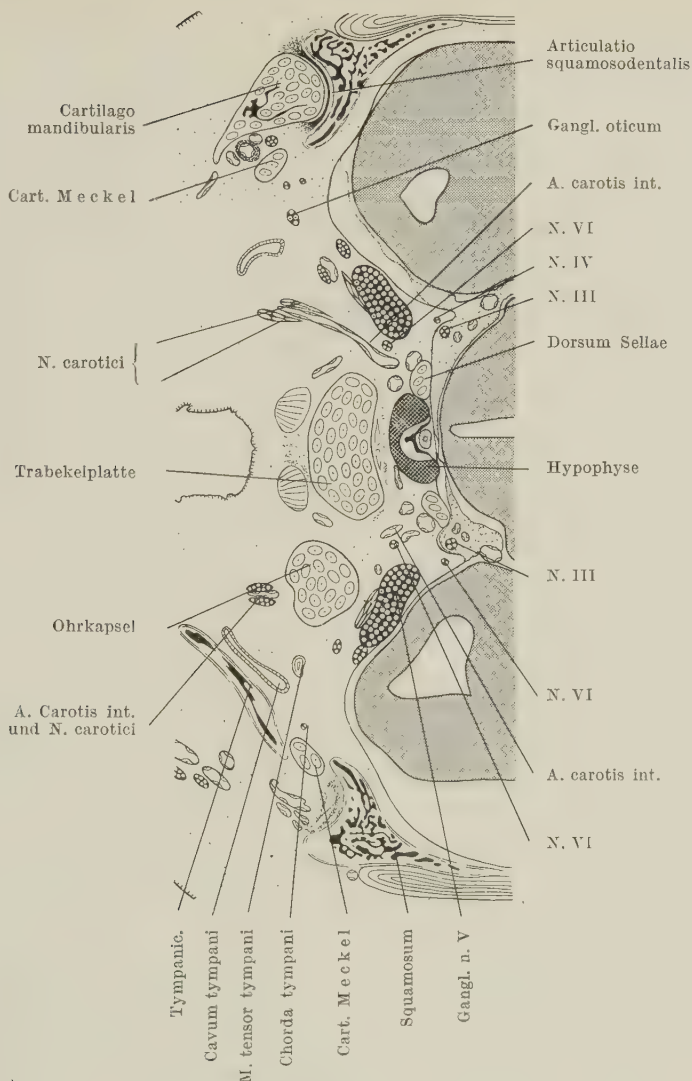


Abb. 18. Gegend des Kiefergelenkes und der Hypophysengrube. Eintritt der Arteria carotis interna in das Cranium. Augenmuskelnerven, Ganglion semilunare (Schnitt 155—2)

funde ähneln etwa dem 40-mm-Stadium von *Homo* (Macklin), doch ist bei *Pan* das Septum auf vorliegendem Stadium etwas weniger ausgeprägt. Dies mag darauf beruhen, daß bei *Homo* die Foramina optica vorn stärker nach medialwärts geneigt sind, die Verschmälerung der Basis also abrupter ist als bei dem untersuchten

Stadium von *Pan*. Wir haben an einem umfangreichen Material von Primatenfeten besonderes Augenmerk auf das Vorkommen eines Septum interorbitale gerichtet, da im Schrifttum dieses Gebilde als gruppenspezifisches Merkmal der Primaten betrachtet und als solches hoch bewertet wird. So ist Henckel der Ansicht, daß *Tupaia* aus der näheren Verwandtschaft mit den Primaten auszuschließen sei, weil ihr ein Interorbitalseptum fehlt. Demgegenüber haben wir festgestellt, daß das Septum interorbitale eine außerordentlich wandelbare plastische Struktur ist, die in ihrer Ausbildung sehr stark von Einflüssen der Nachbarorgane abhängt. Dabei spielen Größe und Stellung der Augen, Ausdehnung der Nase, vielleicht die Hirnform und die Gesamtgestalt der Schädelbasis (Basisknickung) eine Rolle. Die bisher vorliegenden Beobachtungen über das Auftreten eines Interorbitalseptums bei Primaten unter Berücksichtigung eigener Befunde sind in folgender Tabelle 3 zusammengestellt.

Aus dieser Zusammenstellung geht zunächst hervor, daß nur von wenigen Arten mehrere Entwicklungsstadien bekannt sind (*Propithecus*, *Saimiri*, *Alouatta*, *Macaca*, *Papio*). Diese Formen zeigen aber, daß das Auftreten oder Fehlen eines Interorbitalseptums vom Entwicklungsstadium abhängig sein kann. Während die bisher vorliegenden Befunde an *Alouatta* dafür sprechen, daß das Septum fehlt, können wir für ein altes Stadium (130 mm SchStlg.) ein deutliches Interorbitalseptum nachweisen. Beim erwachsenen Brüllaffen fehlt es wiederum. Bei dem jungen, von Reinhard beschriebenen *Papio hamadryas* ist das Septum angedeutet, bei einem alten Stadium aber sehr ausgeprägt. Auch beim neugeborenen Hamadryas ist es vorhanden. Bei *Aotes*, *Callithrix* und *Saimiri* erhält sich eine Interorbital-Scheidewand beim Erwachsenen. Bei *Macaca* persistiert sie offenbar über eine längere Phase des Embryonallebens. Sehr deutlich ist sie auch bei alten Feten und geburtsreifen *Cercopithecus aethiops* meines Materials.

Charakteristischerweise persistiert das Septum bis zum adulten Zustand bei der Zwergmeerkatze (*Cercopithecus talapoin*). Diese Befunde machen es bereits deutlich, daß man nach der Untersuchung eines Einzelstadiums keine Aussage über das Fehlen eines Interorbitalseptums machen darf. Das Septum ist eine außerordentlich abhängige Struktur, die offenbar nur in Erscheinung tritt, wenn die Korrelationen zwischen den einzelnen Kopforganen und deren räumliche Entfaltung dies bedingen. Damit erweist sich das Septum

Tabelle 3

Das Vorkommen eines *Septum interorbitale* bei Primaten

Spezies	Entwicklungs- stadium	Septum interorbitale	Autor und Jahr
<i>Tupaia javanica</i>	20 mm SchStlg.	fehlt völlig	Henckel, 1928
<i>Nycticebus coucang</i>	30 mm gr. Lg.	vorhanden	Henckel, 1928
<i>Loris tardigradus lydekkerianus</i> .	22 mm gr. Klq.	relativ breit	Ramaswami, 1957
Lemur „melanocephalus“ (zu <i>L. macaco</i> gehörig?)	66 und 73 mm SchStlg.	niedrig, breit	Frets, 1914
<i>Microcebus murinus</i>	13,25 mm KRlg.	kurz	Bähler, 1938
<i>Microcebus murinus</i>	altes Fetalstadium.	kurz, aber deutlich	Starck, unveröff.
<i>Avahis laniger orientalis</i>	39 mm KRlg.	kurz	Frei, 1938
<i>Propithecus spec.</i> .	55 mm SchStlg. 65 mm SchStlg. (22,5 mm gr. Klq.)	niedrig, breit, angedeutet	Frets, 1914
<i>Propithecus spec.</i> .	26 mm gr. Klq.	fehlt	Starck, unveröff.
<i>Tarsius spectrum</i> .	24 mm gr. Klq.	sehr ausgepr.	Fischer, 1905; Henckel, 1928
<i>Tarsius spectrum</i> .	ohne Angabe	sehr deutlich	Frets, 1914
<i>Callicebus spec.</i> . .	85 mm SchStlg., (39 mm gr. Klq.)	sehr deutlich	Starck, unveröff.
<i>Aotes felinus</i>	76 mm SchStlg., (32 mm gr. Klq.)	sehr deutlich	Starck, unveröff.
<i>Cebus spec.</i>	54 mm gr. Klq.	fehlt	Frets, 1913
<i>Saimiri sciureus</i> . .	24 mm SchStlg.	sehr deutlich	Henckel, 1928
<i>Saimiri sciureus</i> . .	26, 34 und 36 mm gr. Klq.	sehr deutlich	Frets, 1913
<i>Alouatta spec.</i> . . .	29 mm SchStlg.	fehlt	Henckel, 1928
<i>Alouatta caraya</i> .	36 mm SchStlg.	fehlt	Kumer, unveröff.

Tabell 3 (Fortsetzung)

Spezies	Entwicklungs- stadium	Septum interorbitale	Autor und Jahr
<i>Alouatta seniculus</i>	43 mm SchStlg. (19 mm gr. Klg)	fehlt	Frets, 1913
<i>Alouatta spec. ...</i>	130 mm SchStlg. (68 mm gr. Klg.)	deutlich vor- handen	Kummer, unveröff.
<i>Ateles spec. ?</i> (ist vielleicht: <i>Pithecia?</i>)	35 mm gr. Klg.	deutlich	Frets, 1913
<i>Callithrix jacchus</i>	34 mm SchStlg.	vorhanden	Henckel, 1928
<i>Callithrix Bastard</i>	Neonatus	sehr ausgepr.	Starck, unveröff.
<i>Macaca irus</i>	25 mm SchStlg.	deutlich	Fischer, 1902
<i>Macaca irus</i>	47 mm SchStlg.	deutlich	Frets, 1914
<i>Macaca irus</i>	85 mm SchStlg.	deutlich	Starck, unveröff.
<i>Papio hamadryas</i> .	33 mm SchStlg.	kurz, aber deutlich	Reinhard, 1958
<i>Papio hamadryas</i> .	85 mm SchStlg.	sehr ausgepr.	Starck, unveröff.
<i>Presbytis cristatus</i>	53 mm SchStlg.	deutlich	Fischer, 1902
<i>Pan troglodytes</i> ..	71 mm SchStlg.	kurz, aber deutlich	Starck
<i>Homo</i>		vorhanden	zahlreiche Beobachter

aber als adaptive Struktur, die zur Beurteilung phylogenetischer Zusammenhänge wenig geeignet ist, selbst wenn das Septum auf eine phylogenetisch alte Bildung — das Interorbitalseptum der Reptilien — zurückführbar ist (Fischer). Die Ausbildung des Septum interorbitale hängt weitgehend ab von der Ausdehnung der Nase, von Größe und Stellung der Augen, von der Hirnentfaltung und steht, wie wir sehen werden, auch in Korrelation zum Deklinationstyp des Kieferschädels. Das Septum der Reptilien ist bei primitiven Säugern offensichtlich unterdrückt worden, weil sich, entsprechend der Prävalenz des olfaktorischen Sinnes, die Nase stark nach hinten ausgedehnt hat. Das alte Septum ist ins Nasenseptum einbezogen worden. Reduktion der Augengröße begünstigt diesen Vorgang. Da die ancestralen Säugetiere (Insectivora)

makrosmatisch sind und meist kleine Augen besitzen, da bei ihnen andererseits ein nahezu orthokranialer Basistyp besteht und die Nase völlig präcerebral liegt, ist nicht zu erwarten, daß ein Interorbitalseptum in Erscheinung tritt. Bei Mikrosmatikern (Simiae) tritt das Interorbitalseptum wieder deutlicher hervor, besonders, wenn die Augen gut entwickelt sind und in die Frontalebene gestellt werden (Fähigkeit zum binokularen Sehen, Affen). Andererseits spielen die Knickungsverhältnisse der Basis eine wesentliche Rolle. Diese erfahren in der Ontogenese einen bedeutenden Wandel (Hofer, Kummer, Lang, Starck). Leider haben die Bearbeiter des Chondrocraniums dem Gestaltwandel der Basis im Median-sagittalschnitt in der Regel keine Aufmerksamkeit zugewandt, so daß unsere Kenntnisse außerordentlich gering sind. Ontogenetische Befunde aus verschiedenen Säugergruppen zeigen jedoch, daß in jedem bekannten Fall ein klinorhyncher Typ Ausgangsstadium ist, auch dann, wenn schließlich ein orthokranner Zustand erreicht wird. Dieser Formwandel steht offensichtlich in Beziehung zur frühen Massenentfaltung des Hirnes (Starck). Ausnahmen hiervon sind bisher nicht bekannt geworden. Der endgültige Zustand wird unter dem Einfluß vieler, meist nicht eindeutig analysierbarer Faktoren erreicht. Die Beurteilung der Wachstumsvorgänge in regional begrenzten Bezirken des Craniums ist so schwer, weil rein morphologische Methoden hier versagen müssen, experimentelle Methoden aber nicht im erwünschten Umfang anwendbar sind. Die bisher bekannten Befunde an Lemuren zeigen jedenfalls, daß der für die Adultform typische Knickungsgrad offenbar bereits pränatal erreicht wird (*Lemur*, *Propithecus*), auch wenn noch bedeutende Umbauvorgänge an der Basis ablaufen müssen. Dieser Hinweis mag in diesem Rahmen genügen, um darauf hinzuweisen, daß der ontogenetische Gestaltwandel an der Basis sehr komplex bedingt ist und daß wir weit davon entfernt sind, die kausalen Zusammenhänge zu überblicken. Sehr eindrucksvoll sind die Befunde bei *Papio hamadryas*. In jungembryonalen Stadien ist die Abknickung des Kieferschädels sehr stark, das Septum interorbitale ist angedeutet. In älteren Embryonalstadien wird die Deklination des Gesichtschädels geringer, das Septum interorbitale tritt nun sehr deutlich hervor. Daraus ist also zu entnehmen, daß das Auswachsen der Nasenkapsel nach hinten während der Ontogenese nicht im gleichen Ausmaß erfolgen kann, wie das Interorbitalseptum sichtbar wird. Auch bei *Alouatta* dürfte das späte und transitorische Auftreten

eines Interorbitalseptums mit ähnlichen Umbildungsvorgängen im Zusammenhang stehen.

Henckel (1928a, b) ist der Ansicht, daß *Tupaia* in der Gestaltung des „primordialen Schädels“ grundsätzlich von den Primaten verschieden ist und weder in „der Gesamtanlage noch in seinen entscheidenden Einzelheiten Übereinstimmung oder auch nur weiterreichende Ähnlichkeit zeigt. Eine genetische Beziehung zwischen Tupaiiden und Primaten ist vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt daher abzulehnen“. Prüfen wir die Argumente von Henckel im einzelnen, so finden wir folgendes: *Tupaia* besitzt eine nahezu gestreckte Schädelachse und unterscheidet sich darin von den meisten Primaten. Abgesehen davon, daß die Knickungsverhältnisse in der Ontogenese sehr rasch wechseln können (cf. hierzu die Befunde von Lindahl an *Procaravia*), urteilt Henckel nach einem Einzelstadium. Alle von Henckel als taxonomisch und phylogenetisch wesentlich bewerteten Merkmale des Craniums von *Tupaia* sind, soweit sie von den Befunden an Primaten abweichen, Primitivmerkmale, die wir uns als Modell für eine ancestrale Primatenform nicht günstiger wünschen könnten. Dies gilt für die Ausbildung der Nasenkapsel, Gesamtform des Craniums, vollständigere Seitenwandbildung, Fehlen des Interorbitalseptums (s. o.) und vieles andere. Für eine ancestrale Form können nicht die morphologischen Befunde der Endstadien einer Entwicklungsreihe erwartet werden. *Tupaia* besitzt ein sehr primitives insektivorenähnliches Gehirn und kein Primatenhirn. Dennoch sind die olfaktorischen Areale (Bulbus, Lob. piriformis, Hippocampusformation) im Vergleich zu typischen Insektivoren reduziert, das Neopallium beginnt, sich progressiv zu entfalten (Lage der Fiss. rhinica lateralis). Als progressive Merkmale, die in Richtung der Evolution auf die Prosimiae hinweisen, sind zu nennen: Andeutung eines temporalen Lappens, Entfaltung der optischen Areale, besonders des Occipitalhirns. Das Tupaiidengehirn ist also in Form und Massenfaltung noch insektivorenähnlich, zeigt aber Differenzierungstendenzen, wie wir sie bei ancestralen Primatenformen erwarten müssen. So ist es nicht zu verwundern, wenn die Gesamtkonfiguration des Hirnteiles des Craniums noch insektivorenähnlich ist. *Tupaia* ist makrosmatisch. Es entspricht allen wohlbegründeten Vorstellungen, daß die ancestralen Eutheria, unter ihnen auch die Ahnenformen der Primaten, Makrosmatiker waren. So sind auch alle Spekulationen, die sich an die Ausbildung und Formgestaltung

der Nasenkapsel anschließen, nicht im Sinne von Henckel verwertbar, denn wir können bei den Vorfahren der Primaten noch nicht die Reduktion der Nase erwarten. Die Ausbildung der Kommissuren zwischen Ohrkapsel und Basalplatte wie die Differenzierung der entsprechenden Spalten kann einstweilen nicht für phylogenetische Schlußfolgerungen benutzt werden, da sie je nach dem Alter, aber auch innerhalb einer Gruppe, bei verschiedenen Gattungen sehr stark wechseln kann. Wirklich nichtadaptive, also phylogenetisch wichtige Merkmale, hat Henckel nicht geprüft. Es sei hier nur verwiesen auf die Untersuchung der Nasenbodenknorpel von *Galago* durch Eloff, die sehr enge Beziehungen zu *Tupaia* erwiesen haben. Die zahlreichen wohlbegründeten Argumente für eine nähere Beziehung von Tupaiidae zu den Prosimiae, soweit sie andere Organsysteme betreffen, hat Henckel nicht berücksichtigt. Erinuert sei an die Ausbildung der Tympanalregion, an die Sublingua, Penis und Scrotum, Placenta bidiscoidasis, Reduktion der Zahl der Jungen u. v. a. (neue Besprechung des Tupaiaproblems cf. W. Fiedler, 1956).

Der untersuchte Embryo von *Pan* besitzt eine tiefe Fossa hypophyseos, die von einem gut ausgebildeten Dorsum sellae überdacht wird (Abb. 6, 8, 17). Das Dorsum ist durch einen querovalen Schlitz perforiert (Abb. 6). Seitlich dieses Schlitzes geht die obere Knorpelquerleiste des Dorsum sellae homokontinuierlich in die basalen Partien (Crista transversa) über, so daß eine Aussage über selbständige, von der Basis unabhängige Verknorpelung des Dorsum nicht möglich ist. Doch liegt die Vermutung, daß der erhobene Befund durch Vereinigung einer von der Basalplatte ausgehenden Crista transversa mit einer freien Cartilago dorsi sellae zustande gekommen ist, sehr nahe, da ein derartiger Modus unter anderem bei *Oryctolagus*, *Felis* (Terry), *Rousettus* (Starck, 1943) und *Homo* (Levi, Fawcett) nachgewiesen wurde.

Das Dorsum kann also ausschließlich von der Basalplatte her (*Talpa*, *Erinaceus*, *Didelphis*) oder unter Beteiligung eines dorsalen selbständigen Elementes gebildet werden, ist also offensichtlich nicht in allen Fällen ein morphologisch gleichwertiges Gebilde.

Auf die Kontroverse, ob die freie Cartilago dorsi sellae eine Neubildung (Fischer, Voit) oder Homologen eines alten Baubestandteiles (Allis) ist, kann hier nicht eingegangen werden, da der Befund zu keiner Stellungnahme berechtigt. Seitlich läuft das Dor-

sum bei *Pan* in lange, zapfenförmige Processus dorsi sellae aus (Abb. 6, 8).

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß die Befunde am Chondrocranium nichts aussagen über den Ossifikationsmodus. Selbständige Ossifikationszentren im Dorsum sellae sind häufig (von Amat erst kürzlich für *Taurotragus* und *Giraffa* nachgewiesen). Wir wissen aber nicht, ob derartigen selbständigen Verknöcherungen auch stets ein Stadium mit freier Cartilago dorsi sellae vorausgeht. Schließlich muß auf die Möglichkeit sekundärer Sellabildungen, ausgehend von Ossifikationen der Laminae tentoriales des Petrosus, hingewiesen werden (Hochstetter, 1943; Amat, 1959). Gerade bei Primaten können die definitiven Sellabildungen am knöchernen Schädel durch Kombination primärer (knorplig präformierter) und sekundärer Sellabildungen entstehen. Bei *Madoqua* fanden wir ein doppeltes Dorsum, indem hinter einem primären ein selbständiges sekundäres Dorsum am Osteocranium auftritt.

Unser Fetalstadium des Schimpansen besitzt im vorderen Drittel der Hypophysengrube einen weiten Canalis craniopharyngeus (Abb. 6, 7, 20). Dieser enthält venöse Gefäße. Im allgemeinen wird angegeben, daß der Kanal bei subhumanen Primaten im Gegensatz zu den Befunden am Menschen lange persistiert. Das bisher vorliegende Material reicht noch nicht aus, um die Frage nach der Bewertung des Canalis craniopharyngeus eindeutig zu beantworten. An dem von Reinhard beschriebenen Chondrocranium eines 33-mm-Stadiums vom Hamadryas fehlt jegliche Kanalbildung. Voit hat am Kaninchen nachgewiesen, daß der Canalis craniopharyngeus des knöchernen Schädels nicht mit dem Hypophysenkanal am Chondrocranium identisch ist. Honigmann hat ebenfalls die Verschiedenwertigkeit der Kanäle am Chondrocranium und Osteocranium bei Säugern hervorgehoben und nimmt selbst für den fetalen Zustand eine erhebliche Variabilität an. Es ist also sicher, daß in vielen Fällen der Canalis craniopharyngeus des knöchernen Schädels ein Gefäßkanal ist, der mit dem Hypophysenkanal nichts zu tun hat. Andererseits ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß auch die am Chondrocranium beobachteten Kanäle, die von der Hypophysengrube ausgehend, die Basis durchsetzen, nicht stets homologe Gebilde sind. Schließlich deutet der Nachweis von direkten Beziehungen der Adenohypophyse zum Canalis craniopharyngeus des knöchernen Schädels bei Hunden (Oboussier) auch auf

die Möglichkeit einer Persistenz des Hypophysenkanals am Osteocranium hin. So konnte bei einem 10jährigen Haushund (Scotch-terrier) eine offene Verbindung zwischen Hypophyse und Rachenhöhle beobachtet werden. Auch bei *Felis* scheint der echte Hypophysenkanal am Osteocranium gelegentlich zu persistieren (Terry). Am knöchernen Schädel der Primaten findet sich der Kanal nach Schultz in 3,57% bei Cebidae, Callithricidae, Cercopithecidae (307 Schädel), bei Pongiden aber in 40%, bei *Homo* nur in 0,5%. In diesem Zusammenhang ist der Nachweis eines so deutlichen und weiten Kanales am Chondrocranium des Schimpansen nicht ohne Interesse.

Die Ala temporalis entspringt von der Trabekelplatte jederseits etwa in Höhe der Mitte der Hypophysengrube mit einem schmalen Processus alaris (Abb. 6, 7, 19, 20). Die Ala selbst (Lamina ascendens) ist, abgesehen von ihrem basalen, medialen Anteil, bereits vollständig als Alisphenoid verknöchert (Abb. 20). Diese Ossifikation schiebt sich weit nach lateral und oral vor und füllt die Lücke zwischen Ala orbitalis, Nasenkapsel und Squamosum weitgehend aus (Abb. 6, 7, 8). Man gewinnt bei Betrachtung der Schnittpreparate den Eindruck, daß die peripheren (lateralen) Anteile dieses Ersatzknochens nicht knorlig präformiert waren, daß also in beträchtlichem Ausmaß Zuwachsknochenbildung an der Bildung

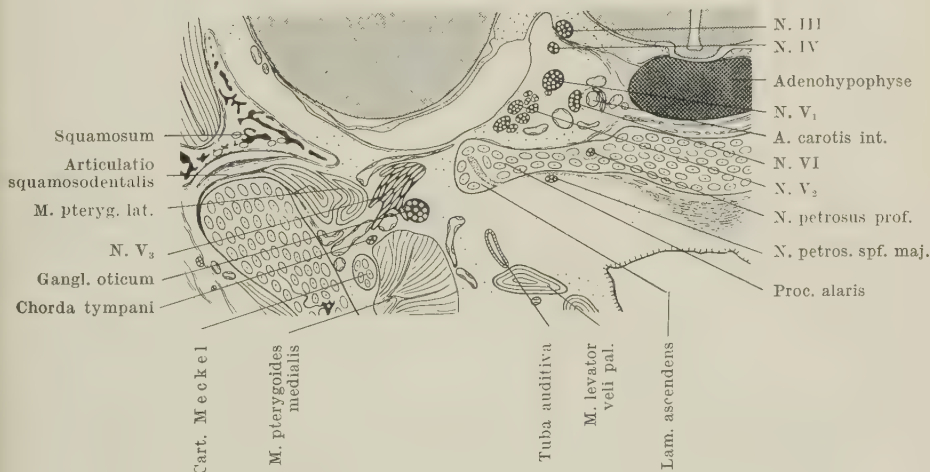


Abb. 19. Gegend des Kiefergelenkes. Sekundärknorpel im Proc. articularis und Squamosum. Canalis nervi petrosi profundi. Ganglion oticum. Lamina alaris und Anschnitt der Lamina ascendens alae temporalis. Hypophysengrube (Schnitt 141-2)

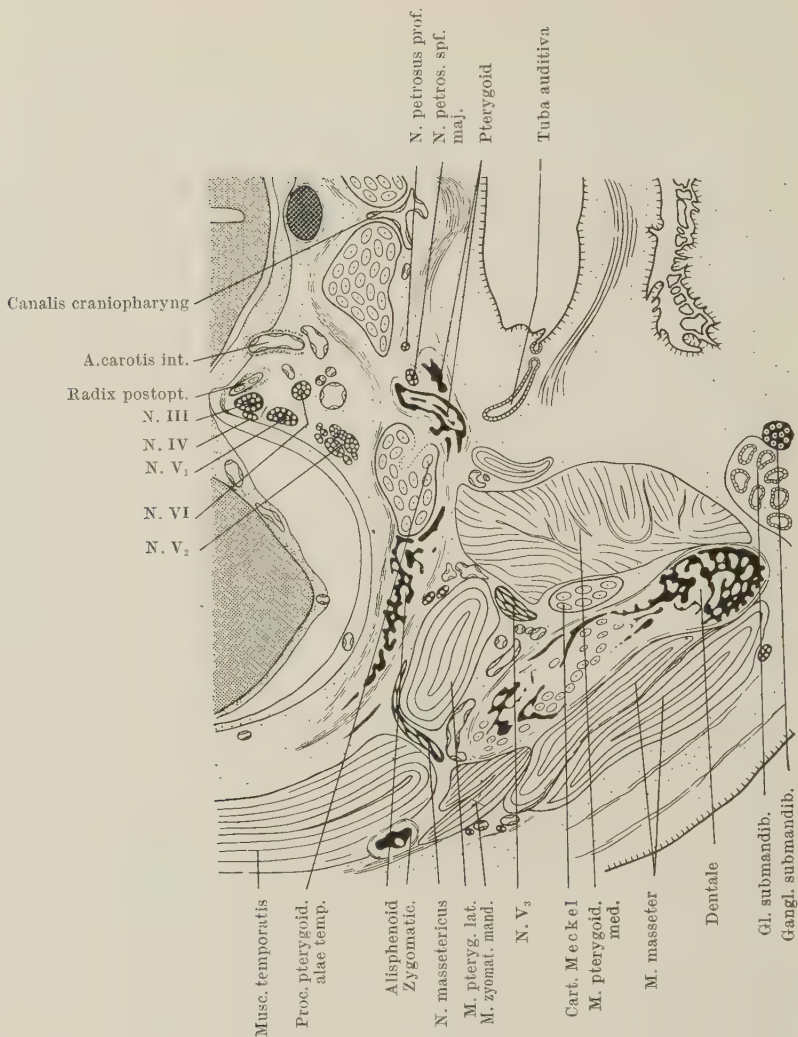


Abb. 20. Gegend des Canalis craniopharyngeus. Pterygoid. Verlauf des Nerv. petrosus superf. major und des N. petrosus profundus. Unterkiefer, Kaumuskulatur, Augenmuskelnerven (Schnitt 129—2)

des Alisphenoids beteiligt ist, wie wir es von vielen Eutheria (*Manis*, *Homo*) nachgewiesen haben. Im Gegensatz zu vielen niederen Plazentaliern sind die Alisphenoiden ausgedehnter als die Orbitosphenoiden, stellen also wie beim Menschen „große Keilbeinflügel“ dar. Processus alaris und Lamina ascendens entstehen offensichtlich,

wie bei den meisten daraufhin untersuchten Formen, aus selbständigen Verknorpelungszentren. Jedenfalls besteht noch auf dem untersuchten Stadium eine straff bindegewebige Diskontinuität (Abb. 19, cf. Befunde an *Oryctolagus* Voit, *Homo* Gaupp, Levi).

Nach lateral verbreitert sich der Proc. alaris zu einer flachen Platte. Zusammenfassend muß konstatiert werden, daß gerade die Ossifikation des Alisphenoids, wie bei den meisten bisher beschriebenen Säugern, außerordentlich früh und rasch ossifiziert, so daß die Bildungsprozesse in diesem Bereich noch weiterer Aufklärung bedürfen.

Ein knorplicher Processus (Lamina) pterygoideus ist bei unserem Objekt nicht deutlich nachweisbar. Eine Sekundärknorpelbildung im Pterygoid (Abb. 7 cf. pg. ...) hat keinen Zusammenhang mit dem Proc. alaris.

Das Ganglion semilunare liegt über dem vorderen Pol der Ohrkapsel und schiebt sich bis an den Proc. alaris heran (Abb. 17, 18), überlagert diesen aber nicht. Der Nerv. mandibularis (V_3) verläßt zwischen Ohrkapsel und Ala temporalis das Cavum cranii und teilt sich in typischer Weise auf. Dem dritten V-Ast ist das mächtige Ganglion oticum angelagert (Abb. 18, 19). Ein Foramen ovale ist nicht knorpelig präformiert. Eine Einbuchtung im Übergangsbereich zwischen Hinterrand des Proc. alaris und Alisphenoid entspricht der Incisura ovalis, die wahrscheinlich erst spät durch Zuwachsknochen zum For. ovale geschlossen wird. Wie Frick-Heckmann (1955) erneut zeigten, wird das Foramen ovale in vielen Fällen (*Oryctolagus*) sekundär von dem Foramen lacerum medium (anterius), jedenfalls in der Embryonalentwicklung, abgetrennt. Wir müssen uns auf Grund zahlreicher Befunde an Cranien von embryonalen Säugetieren dieser Auffassung anschließen und stehen damit im Gegensatz zu der auf Grund paläontologischer Befunde gewonnenen Auffassung von T. Edinger und Kitts (1954). Damit wird keineswegs bestritten, daß in einem neuen Evolutionsschritt in mehreren Stämmen der Eutheria unabhängig voneinander tertiär auch wieder eine Fusion von Foramen ovale und Foramen lacerum medium eintreten kann. Ein selbständiges Foramen rotundum fehlt dem Cranium des *Pan*-Fetus. Nervus V_2 und V_1 verlaufen mit den Augenmuskelnerven dorsal über das Alisphenoid und treten durch den weiten Spalt zwischen Alisphenoid und Ala orbitalis (For. sphenorbitale des knöchernen Schädels = For.

lacerum „anterior“ = Fissura orbitalis superior = For. intersphenoidaleum) in die Orbita. Im Vorderrand der Alisphenoid-Ossifikation findet sich eine Incisur, die den Nerv. V₂ aufnimmt. Demnach ist das Foramen rotundum nicht knorplig präformiert, sondern entsteht in ähnlicher Weise erst während der Verknöcherung wie das Foramen ovale. Hecker und Grünwald (1926) fanden bei einem jungen Schimpansen einen Zusammenhang zwischen Foramen rotundum und Foramen lacerum anterior. Von Interesse ist der Verlauf des Nervus petrosus superficialis major (Abb. 17, 19). Dieser verläßt den Nerv. facialis am Ganglion geniculi, zieht dann lateral um den vorderen Abschnitt der Ohrkapsel herum und gelangt rostral unter den Processus alaris. Zwischen diesem und dem Pterygoid gelangt er zum Ganglion sphenopalatinum. Während seines Verlaufes tritt er sehr früh, noch über der Schneckenkapsel, in Kontakt mit den Sympathicusgeflechten der Art. carotis interna. Inwieweit ein Faseraustausch bereits hier stattfindet, kann an der Azan-Serie nicht entschieden werden. Aus dem sympathischen Carotisgeflecht läßt sich sehr leicht ein Nerv. petrosus profundus nach rostral bis zum Ganglion pterygopalatinum verfolgen. Er bleibt bis an das Ganglion selbständig (Abb. 19). Eigenartig ist nun die Beobachtung, daß der Nerv. petrosus profundus auf der linken Kopfseite in einen allseits knorplig umschlossenen Kanal eingelassen ist, der in Höhe des hinteren Abschnittes der Hypophysengrube (hinter dem Canalis craniopharyngeus) dicht neben dem Abgang des Proc. alaris von der Trabekelplatte, die Basis von hinten oben nach vorn unten durchbohrt (Abb. 19). Wir können zur Zeit noch keine Schlüsse aus diesem Einzelbefund ziehen, doch sei die Aufmerksamkeit künftiger Untersucher des Säugercraniums ausdrücklich auf diesen Befund gelenkt.

Im rostralen Abschnitt der Sphenoidalregion finden wir paarige Ersatzknochenbildungen der Basis am medial hinteren Rand des Foramen opticum. Es handelt sich um die paarige Anlage des Basipraesphenoid (Abb. 6). Ein unpaarer Praesphenoidkern fehlt.

Das Foramen opticum (Abb. 6, 7, 8) ist weit, und öffnet sich nach lateral, rostral und abwärts. Die Form ist etwa dreieckig, mit aufwärts gerichteter Spitze. Die Basis des Dreiecks (von der Trabekelplatte gebildete untere Kante des For. opticum) ist nach rostral gerichtet, während sie bei *Homo* (Macklin) stärker nach vorn medial gerichtet ist. In typischer Weise wird das Foramen opticum von Radix praeoptica, R. postoptica und Trabekelplatte

umgrenzt (Abb. 6, 7, 8). Die Radix praeoptica ist erheblich breiter als die Rad. postoptica, zeigt aber im Querschnitt eine starke Abflachung. Die Ala orbitalis ist sehr schwach ausgebildet und zeigt eine bemerkenswerte Asymmetrie zwischen beiden Kopfseiten. Während der Orbitalflügel rechts als langer, spitz zulaufender Knorpelzapfen seitlich weit bis unter den Hinterrand des Frontale nach aufwärts verläuft, endet links die Ala orbitalis bereits in Höhe der hinteren, unteren Ecke des Os frontale. Dafür ist ein Restknorpel des Spitzenteiles der Ala orbitalis erhalten, der mit dem Wurzelstück in keiner kontinuierlichen Verbindung mehr steht (Abb. 6, 8). Dieser Restknorpel liegt an typischer Stelle wie die erhalten gebliebene Terminalpartie der Ala auf der gegenüberliegenden Kopfseite. Die ganze Platte der Orbitalflügel besteht aus jungem, zellreichem, grundsubstanzarmem Knorpel, so daß die Vermutung naheliegt, dieser Teil des Chondrocraniums könne noch einen relativ späten Ausbau erfahren. Verbindungen zwischen Ala orbitalis und Lamina parietalis (Commissura orbitoparietalis) feh-

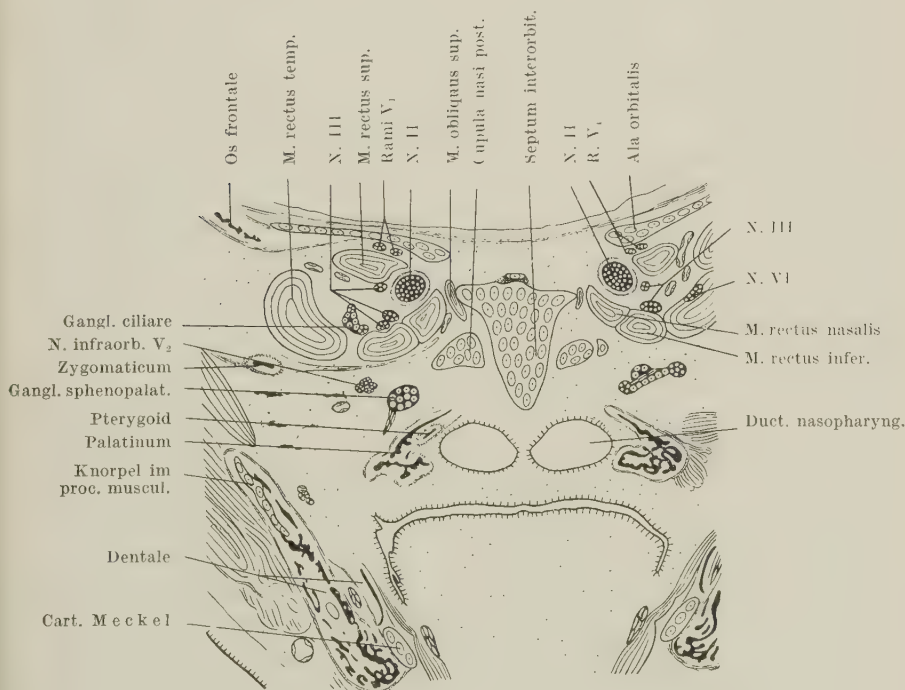


Abb. 21. Schnitt durch Septum interorbitale, hinteren Abschnitt der Orbita, Cupula nasi posterior, Ala orbitalis (Schnitt 92—2)

len vollständig, wie es bei allen bisher untersuchten Cranien von Primaten (außer *Tarsius*) der Fall ist.

Die breit flächenhafte Radix praeoptica setzt sich nach rostral in einen Knorpelstreifen fort, der sich parallel zur Lamina cribrosa, längs der Nasenkapsel nach vorne zieht und im vorderen Abschnitt des subcerebralen Anteiles mit der Nasenkapsel in Verbindung steht. Es handelt sich um die Commissura orbitonasalis (Abb. 6, 8, 22), die in ihrer Gesamtkonfiguration außerordentlich stark von dem Befund an entsprechenden menschlichen Stadien abweicht und eins der augenfälligsten Sondermerkmale des im übrigen so menschenähnlichen Schimpansencraniums darstellt. Während bei *Homo* (s. Abbildungen bei Macklin) die Radix praeoptica und die Commissura orbitonasalis von der lateralen Spitze der Ala orbitalis geradlinig zum vorderen Ansatzpunkt der präoptischen Wurzel an der Nasenkapsel verläuft, finden wir bei *Pan* (Abb. 6, 8) einen scharfen, nahezu rechtwinkligen, nach vorn offenen Knick am Übergang zwischen Radix praeoptica und Comm. orbitonasalis. Von hier aus begleitet die Kommissur, in gerader Richtung nach rostral ziehend, die Lamina cribrosa, bleibt aber durch eine weite Fissura orbitonasalis von der Nasenkapsel getrennt (Abb. 6, 8). Mit anderen Worten, in der Ansicht von dorsal her erscheint der Boden des vorderen Abschnittes des Chondrocraniums bei *Homo* dreieckig, während bei *Pan* das Gebiet der Nasenkapsel mit Comm. orbitonasalis scharf gegenüber den Orbitalflügeln vorspringt. Nun ist weiterhin zu beobachten, daß bei dem Cranium von *Pan* auf der linken Kopfseite (Abb. 6) in der Knorpelplatte, die wir als „Radix praeoptica“ bezeichnet hatten, ein quer-gestellter Spalt auftritt. Dieser zerlegt die Radix praeoptica also in zwei hintereinander gelegene Abschnitte. Er liegt über und hinter der Lamina cribrosa. Es handelt sich zweifellos um das Foramen suprasedale (Reinbach = For. infracribrosum De Beer), dessen morphologische Bedeutung Reinbach (1952) klargestellt hat. Demnach würde der vor diesem For. suprasedale gelegene Knorpelanteil, der sich von der Radix praeoptica bis ans Septum nasi verfolgen läßt (Abb. 6), einem Planum suprasedale entsprechen. Auf der rechten Körperseite ist in der außergewöhnlich breiten Radix praeoptica offensichtlich das Planum suprasedale enthalten. Der Befund ist um so bemerkenswerter, als bei *Presbytis* (Fischer, 1903) ganz ähnliche Verhältnisse — auch hier einseitig links — vorliegen. Reinbach hat auf ähnliche Beobachtungen von Frets an

Saimiri und *Ateles* hingewiesen. Schließlich fand Reinhard (1958) bei *Papio hamadryas* ein Foramen supraseptale, das durch eine Knorpelbrücke, das Planum supraseptale von der Fissura orbitonasalis abgetrennt ist (zur Homologie cf. Reinbach [1952] und Starck, im Druck).

Die Arteria carotis interna (Abb. 17–20) verläuft an der ventromedialen Fläche der Schneckenkapsel nach rostral und wird an beiden Seiten von kräftigen Ästen des sympathischen Plexus caroticus begleitet. Sie liegt dabei medial der unteren Kante der primären Paukenhöhle (Abb. 17) und schiebt sich relativ weit seitlich über den vorderen Pol der Ohrkapsel. Bei ihrem Eintritt ins Cavum epiptericum zwischen vorderem Pol der Ohrkapsel und Ala temporalis gelangt sie nach medial und liegt hier der Trabekelplatte eng an. Ein knorpelig umgrenztes Carotis-Foramen ist nicht ausgebildet, da eine Commissura alicochlearis fehlt. Die Carotis wird bei ihrem Eintritt ins Cavum lateral vom Nervus abducens in typischer Weise überkreuzt. Die Verhältnisse entsprechen also den Befunden an Kaninchen (Voit, Frick-Heckmann), Dugong (Matthes) und Mensch (Abb. 18, 19).

Die geraden Augenmuskeln entspringen am hinteren und unteren Rand des Foramen opticum etwa in dem Gebiet, das bereits perichondrale Ossifikation (Präsphäenoid) zeigt. Knorpelfortsätze sind hier nicht ausgebildet; Laminae hypochiasmaticae (Proc. paroptici) fehlen also. Der Musc. obliquus superior entspringt etwas weiter rostral im Bereich des Überganges der Trabekelplatte in die Radix praeoptica, in Höhe der Cupula nasi posterior. Auch hier fehlen besondere Knorpelbildungen (Cart. antorbitalis Reinbach). Der Musc. obliquus inferior entspringt weit vorn im Bereich der Nasenkapsel-Seitenwand, ohne daß sich das Ursprungsfeld bereits exakt im Knorpelrelief festlegen ließe.

e) Regio ethmoidalis

Über die Lagebeziehungen der Nasenkapsel zur Schädelbasis war zuvor berichtet worden (cf. pg. 571). Dabei ergab sich, daß die Nasen-Kiefer-Region gegenüber der Hirnschädelbasis dekliniert ist, wenn auch nicht in dem extremen Ausmaß, wie es Reinhard für ein junges Stadium von *Papio hamadryas* angibt. Ein wesentlicher Teil der Nasenregion liegt damit subcerebral. In der Ansicht von dorsal her ist nur etwa ein Drittel der Nasenkapsel sichtbar. Der

hintere Abschnitt der Nasenkapsel ist relativ breit und bildet eine deutliche Eminentia lateralis. Im Vergleich mit menschlichen Cranien (Gaupp-Hertwig, Macklin) fällt auf, daß die Pars anterior stark gegenüber Pars lateralis und post. verschmälert ist. Seitenwand und Tectum im Bereich der vorderen Kuppel springen stark gewölbt vor, so daß die Fenestra narina, die bei *Homo* schräg vorwärts gerichtet ist, bei *Pan* nach abwärts blickt (Abb. 8). Während bei *Homo* Seitenwand und Septum im Bereich der Fenestra narina bis in das gleiche Niveau reichen, tritt bei *Pan* die Seitenwand rostral ventral zurück und läßt den unteren Rand des Septums und die Cartilago paraseptalis ant. in der Seitenansicht frei (Abb. 8). Allerdings zeigen die von Peter reproduzierten Modelle von Rehmkne (1913) von menschlichen Feten (75 mm SchStlg. und von 275 mm Sitzhöhe) ein ganz anderes Bild. Der Befund bei *Homo* 75 mm gleicht viel eher unserem Bild vom Schimpansen insofern, als auch hier eine vordere Nasenkuppel ausgebildet ist und Unterkante des Septums und Vorderende des Paraseptalknorpels in der Lateralansicht sichtbar sind. Bei dem älteren Fetus (275 mm) hat sich das Gebiet der Cupula anterior bereits als Cartilago alaris major von der Nasenkapsel abgegliedert. Offensichtlich bestehen zwischen Mensch und Schimpanse keine grundsätzlichen Differenzen im Aufbau des vorderen Abschnittes der Nasenkapsel, nur dürfte *Pan* zeitlich etwas in der Differenzierung dieses Gebietes vorausseilen. Bei *Pan* löst sich die Cartilago alaris später ebenfalls von der Nasenkapsel und wird selbständig, doch bleiben die Knorpel der äußeren Nase beim Schimpansen gegenüber *Homo* erheblich im Wachstum zurück (Virchow, 1914; Wen, 1930).

An der Grenze von Pars anterior und Pars lateralis ist ein sehr enges Foramen epiphaniale (Abb. 8) für den Austritt des Ram. lateralis n. ethmoidalis (V_1) vorhanden. Der Boden der Nasenkapsel ist unvollständig, eine durchgehende Fenestra basalis geht in die Fenestra narina über (Abb. 7). Der Sulcus suprasedalis ist nur im mittleren Bereich des Tectums (Abb. 23) schwach angedeutet. Die Ossifikation hat in einem kleinen Feld der Lamina infraconchalis begonnen (Abb. 7).

Das Septum nasi ist schmal und vollständig. Der Unterrand ist mäßig verdickt, besonders im hinteren Bereich. Entsprechend der Form der Nasenkapsel ist die Scheidewand in der Flächenansicht dreieckig. Das Vorragen der Unterkante im rostralen Bereich war bereits erwähnt. Eine Crista galli ist auf vorliegendem Stadium nur

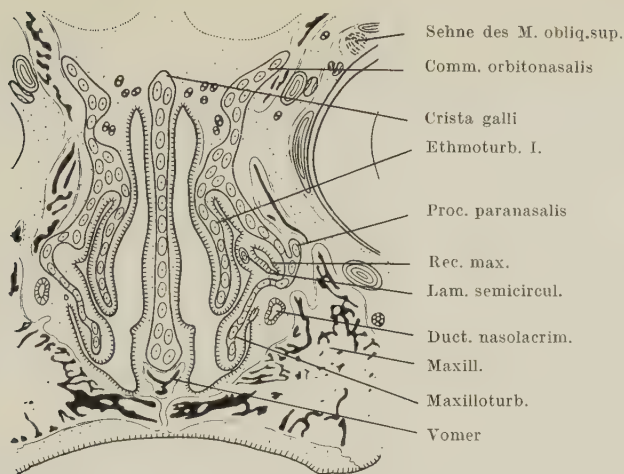


Abb. 22. Schnitt durch den hinteren Teil der Nasenregion. Ansatz der Commissura orbitonasalis an der Nasenkapsel. Vorderende der Lamina cribrosa noch kaum ausgebildet. Recessus maxillaris, Ethmoturbinale I, Maxilloturbinale und Vomer (Schnitt 23—2)

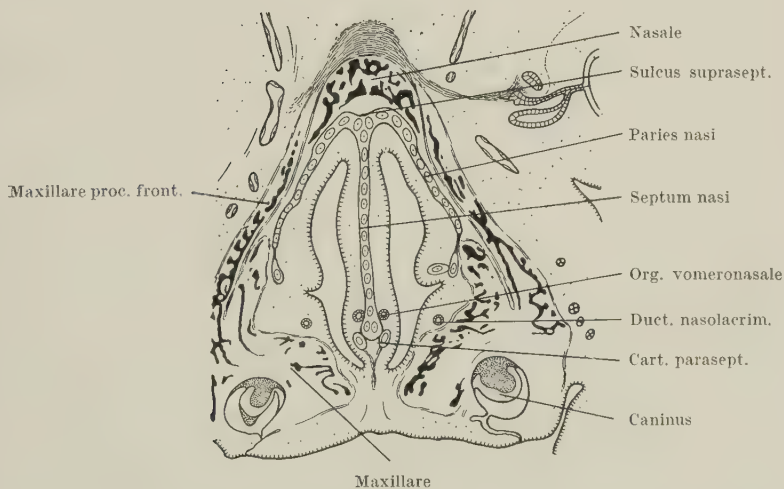


Abb. 23. Schnitt durch die vordere Gegend der Nasenkapsel. Cartilago paraseptalis, Organon vomeronasale. Vorderende des Ductus nasolacrimalis (Schnitt 13—2—2)

rostral schwach entwickelt. Die dorsale Septumkante geht in gleichmäßiger Wölbung in das Tectum über. Fenestrierungen der Nasenscheidewand fehlen. Das Tectum nasi ist, wie die ganze dorsale Partie der Nase, recht schmal. Es geht in einer scharfen Kante in den Paries nasi über. Die Lamina cribrosa ist typisch ausgebildet. Die Foramina cribrosa lassen andeutungsweise eine Gruppierung in eine vordere laterale und in eine hintere mediale Gruppe erkennen, doch dürfte die Unterteilung noch nicht abgeschlossen sein. Die Fenestra olfactoria wird seitlich von der ausgedehnten Commissura orbitonasalis, hinten vom Planum supraseptale (cf. pg. 610) begrenzt. Sie liegt naturgemäß in einer Ebene, die gegenüber der Lamina cribrosa weiter hirnwärts angeordnet ist.

Der Paries nasi läßt nur sehr geringe Modellierungen der Außenwand erkennen (Abb. 8). Der Unterrand ist im mittleren Bereich als Maxilloturbinale in typischer Weise eingerollt.

Dieses setzt sich nach abwärts im hinteren Teil der Seitenwand in eine Lamina infraconchalis (Abb. 7) fort. Die Bildung einer vorderen Nasenkuppel war bereits hervorgehoben worden. Hier bleibt nachzutragen, daß die Cupula nasi seitlich vorn zu einem schwachen Processus alaris superior ausgezogen ist (Abb. 7, 8). Er ist links deutlich stärker als rechts. Zur Definition des Proc. alaris sup. gehört, daß der Knorpelfortsatz vom hinteren dorsalen Rand der Fenestra narina entspringt und dorsal des Mündungsteiles des Ductus nasolacimalis liegt. Diese Lagebeziehungen gelten naturgemäß nur, wenn der primäre Zustand erhalten bleibt. Sekundäre Mündung des Ductus nasolacimalis in die Nasenhöhle kommt relativ häufig vor, so auch bei unserem Fetus von *Pan*. Der Tränennasengang (Abb. 22–26) zieht vom Saccus lacrimalis aus nahezu senkrecht in einer seichten Rinne an der Grenze von Pars anterior und P. intermed.-posterior abwärts. Er erreicht den Unterrand der Nasenseitenwand im Bereich des vorderen und mittleren Drittels des Maxilloturbinale. Hier legt er sich dem Epithel des Nasenschlauches eng an und bricht durch (Abb. 22, 25). An dieser Mündungsstelle macht der Tränennasengang sodann einen rechtwinkligen Knick und verläuft in horizontaler Richtung nach rostral bis in die Gegend des Proc. alaris superior dicht hinter der Fenestra narina. Während dieses ganzen Verlaufes vor der Abbiegung (Abb. 26b) entfernt sich der Gang zunehmend vom Nasenschlauch und endet schließlich vorn blind.

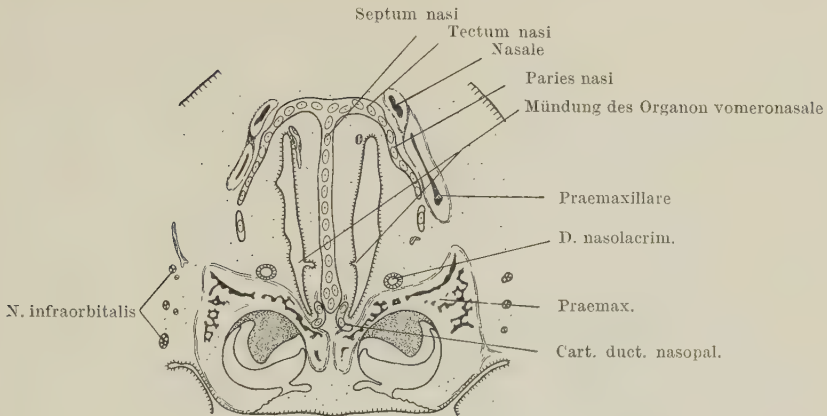


Abb. 24. Rostralende der Nase. Seitenwand im ventralen Bereich stark reduziert. Erweitertes, aber blind endendes Vorderende des Ductus nasolacrimalis. Cartilago ductus nasopalatini. Die Schleimhaut des Nasenbodens senkt sich trichterartig ein (:allein ausgebildetes Anfangsstück eines Duct. nasopalatinus) (Schnitt 10—2—2)

Während dieses terminalen Verlaufes hat der Gang keinerlei Beziehung zu irgendwelchen Knorpelteilen der Seitenwand. Er liegt weit ventral vom Unterrand der Seitenwand und wird lateral vom Maxillare und Intermaxillare bedeckt. Es besteht wohl kein Zweifel daran, daß die auf vorliegendem Stadium allein vorhandene einzige (hintere) Öffnung eine sekundäre Mündung ist und daß diese zur definitiven Mündung wird. Über das Schicksal des vorderen Abschnittes des Ductus nasolacrimalis kann nichts ausgesagt werden. Eine derartige sekundäre Mündung ist bei *Canis*, *Sus* (Walzberg), *Rhinolophus* (Sitt) und *Homo* (Walzberg, Legal) nachgewiesen worden. Rudimente des vorderen Gangabschnittes sind bei Hund und Schwein bekannt. Bei dem von Reinhard beschriebenen Embryo des Mantelpavians scheinen die definitiven Verhältnisse noch nicht erreicht zu sein. Der Gang zieht hier weit nach rostral bis dicht hinter die Lamina transversalis anterior, doch gibt der Autor an, daß der Gang hier ausmündet, sein Mündungsstück aber nahezu obliteriert sei.

Die Seitenwand der Nasenkapsel besitzt beiderseits dort, wo die Lamina infraconchalis in den Paries umbiegt, einen zapfenartigen, aufwärts gerichteten Fortsatz. Dieser liegt also im Grenzbereich von

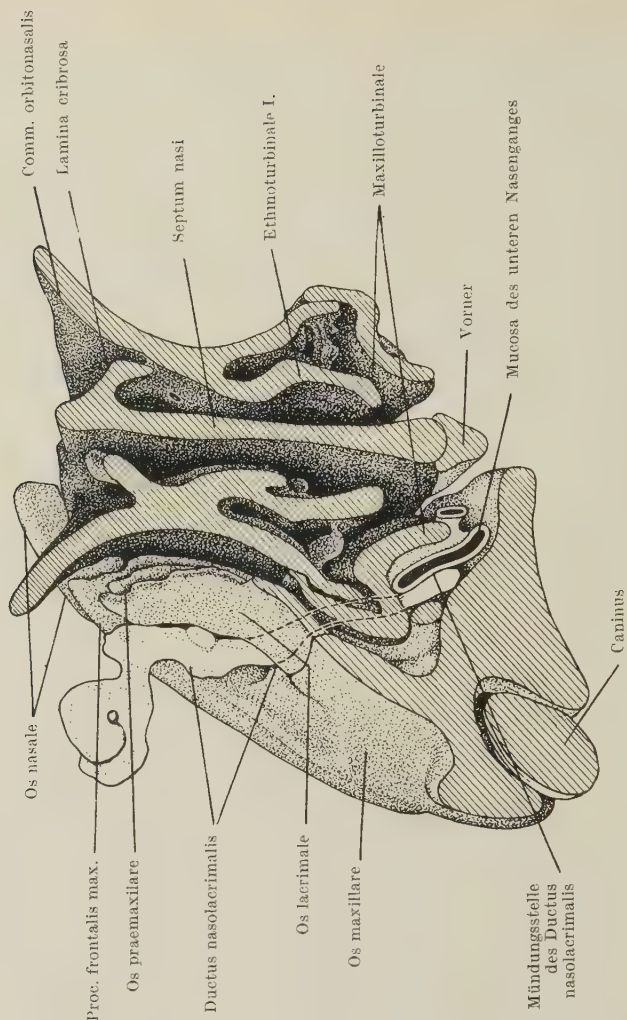


Abb. 25. Teilmodell des vorderen Teiles der Nasenkapsel mit Deckknochen und Tränenwegen von hinten her gesehen. Modell 13fach. Abbildung $2\frac{2}{3}$ des Modells, also 8,6mal natürliche Größe

Pars anterior und Pars lateralis und schließt sich unmittelbar hinten an den vertikalen Teil des Ductus nasolacrimalis an (Abb. 8, 22). Er wird lateral vom Os maxillare bedeckt und erreicht mit seiner Spitze noch den Unterrand des Os lacrimale. Über und hinter dem Knorpelzapfen zeigt die Seitenwand Rückbildungserscheinungen in Form von Dehiszenzen im Knorpel. Solche finden sich auch etwas

weiter rostral am Vorderende des Maxilloturbinale. Ein ähnlicher Fortsatz wird für *Homo* als Proc. maxillaris posterior von Macklin, Hauschild, Hertwig-Gaupp beschrieben. Am gleichen Objekt findet Macklin dicht unter dem genannten Fortsatz ein kleines freies Knorpelchen (Cartilago paranasalis). Auch diese Gebilde haben Beziehung zum Maxillare, zum Lacrimale und zum Tränen-
nasengang. Bei *Rousettus leschenaulti* fand ich einen sehr ausgeprägten Proc. paranasalis. *Bradypus* besitzt in jüngeren Stadien den Fortsatz ebenfalls (De Burlet, Schneider). Bei Primaten scheint das Gebilde regelmäßig vorzukommen (*Propithecus*, *Saimiri*, *Alouatta*, *Macaca*, *Nasalis* Frets, eigene Beobachtung an *Papio* und *Alouatta*). Charakteristisch für diesen Knorpelfortsatz ist die Lage im Bereich des Sulcus lateralis anterior, also im Gebiet der Vereinigung von Pars anterior und Pars lateralis und seine konstante Beziehung zum Os maxillare. Reinbach (1952) hat die Natur dieses Gebildes diskutiert und ihn scharf gegen die Cartilago paraethmoidalis, die „im Ver kittungsbereich von hinteren und mittleren Seitenwandteilen liegt“, abgegrenzt. Nach den genannten Kriterien handelt es sich bei *Pan* um einen echten Processus paranasalis (Abb. 8, 22). Wir halten die auch von Matthes und Reinbach besprochene Homologie dieses Gebildes mit dem Proc. maxillaris anterior der Reptilien (De Beer) für sehr wahrscheinlich. Eine Cartilago paraethmoidalis und eine Cartilago antorbitalis fehlen beim Schimpansen.

Das Solum nasi ist bei *Pan* sehr unvollständig (Abb. 7). Lamina transversalis anterior und posterior fehlen vollständig. So kommt es auch nirgends zur Ausbildung einer Verbindung von Septumunterrand und Seitenwand. Die Zona annularis fehlt allen bisher untersuchten Primatencranien. Ob die von Ramaswami (1957) bei *Loris tardigradus* beschriebene, ausgedehnte Lamina transversalis anterior tatsächlich als solche anzusprechen ist, scheint mir zweifelhaft. Die stark schematisierte Abbildung (Fig. 13) läßt eher daran denken, daß hier ein Cartilago ductus nasopalatini vorliegt. Schnittbilder, die ein Urteil über die Lagebeziehungen des fraglichen Knorpel-
elementes erlauben würden, sind leider nicht publiziert. Der Text läßt keine Entscheidung zu. Von den bodenbildenden Elementen ist bei *Pan* eine Cartilago paraseptalis anterior ausgebildet (Abb. 7, 23). Diese ist ringsum frei, nirgends mit dem Septum verbunden. Sie reicht vom Vorderrand des Os intermaxillare bis dicht hinter das Rostralende des Vomers (Abb. 7). Im Querschnitt ist der

Paraseptalknorpel hinten rund, im mittleren und vorderen Bereich längsoval (Abb. 23). Eine Beteiligung an der Ossifikation des Vomer konnte auf vorliegendem Stadium nicht sicher nachgewiesen werden. Ein Jacobsonsches Organ ist bei *Pan* deutlich ausgebildet (Abb. 23, 24). Es erstreckt sich jederseits im Nasenseptum als einfacher, mit indifferentem Epithel ausgekleideter Schlauch etwa über die Strecke, die weiter ventral von der vorderen Hälfte des Paraseptalknorpels eingenommen wird. Engere Beziehungen zwischen dem Organ und der Cartilago paraseptalis bestehen nicht. Das Organon vomeronasale liegt weit dorsal in der Schleimhaut der Nasenscheidewand ohne Kontakt mit dem Paraseptalknorpel. Die Mündung des Jacobsonschen Organs erfolgt am rostralen Ende in Höhe des Epithelschlauches (Abb. 24). Ein Ductus nasopalatinus ist auf unserem Stadium als durchlaufender Gang nicht vorhanden. An typischer Stelle findet sich eine trichterförmige Einsenkung des Epithels des Nasenbodens, die bereits im oberen Drittel des Gaumenquerschnittes endet. Mundhöhlenwärts finden sich keine Reste, auch nicht in Form von Epithelsträngen oder Epithelperlen. Am rostralen Ende setzt sich der Paraseptalknorpel in einen Knorpelfortsatz fort, der eine hinten nach lateral, weiter vorn nach dorsal offene Rinne trägt (Abb. 24). Er entspricht nach seinen Lagebeziehungen zum Paraseptalknorpel, zum Nasenschlauch und zum Intermaxillare völlig einer Cartilago ductus nasopalatini. Er umfaßt die Stelle, an der die Mündung eines Ductus nasopalatinus zu erwarten wäre, in typischer Weise von dorsal und rostral. Eine Cartilago palatina fehlt. Die Befunde am Paraseptalknorpel bestätigen die Ansicht, daß dieses Gebilde nicht in kausalgenetische Beziehung zum Jacobsonschen Organ zu bringen ist, denn Reduktion des Sinnesorgans hat nicht eine Rückbildung des Knorpels zur Folge. So fehlt ein Jacobsonsches Organ bei *Sirenia*, *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Myotis* und *Rousettus*. Es ist bei Primaten rudimentär (fehlt bei dem untersuchten Stadium von *Papio hamadryas*). Dennoch ist der Paraseptalknorpel in allen diesen Fällen vorhanden. Es handelt sich um altes, bodenbildendes Element der Nasenkapsel (Matthes).

Am hinteren Pol der Nasenkapsel ist ein Cupula posterior (Abb. 21, 27) ausgebildet. Diese geht allmählich ins Planum antorbitale über. Eine Verbindung zum Septum besteht nicht. Lamina transversalis posterior und Cartilago paraseptalis posterior fehlen.

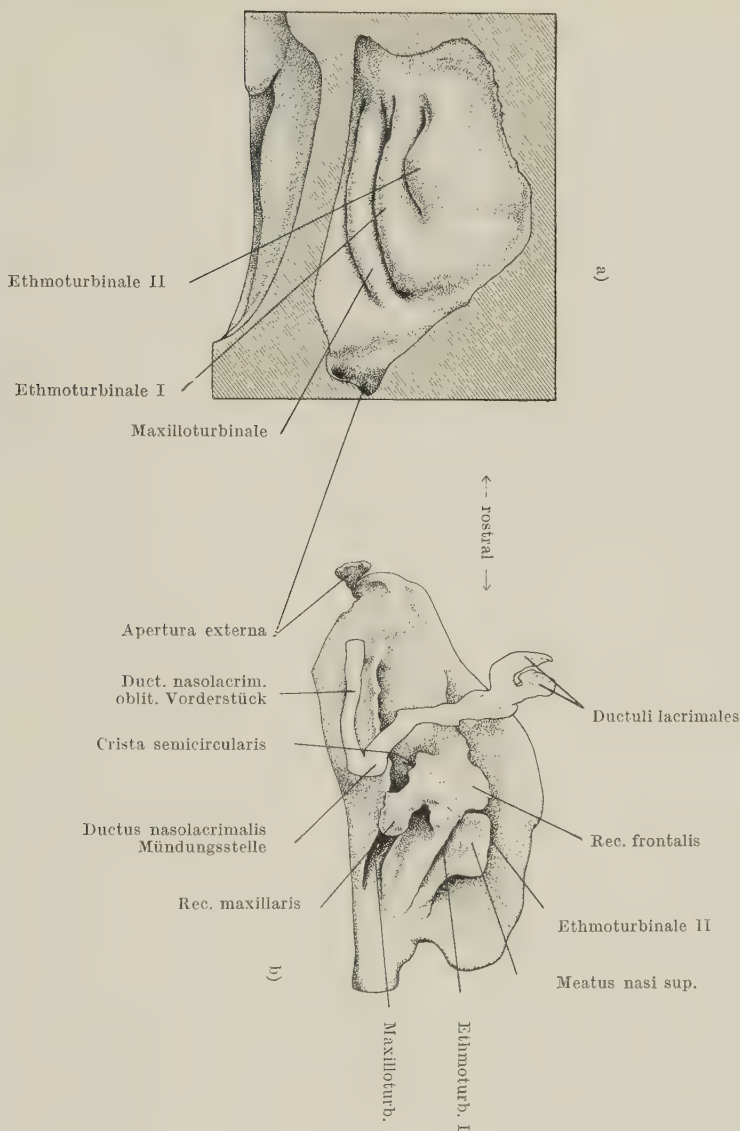


Abb. 26. a) Modell des Schleimhautreliefs, linke Nasenhöhle von medial her gesehen, b) Ausgußmodell der Nasenhöhle von links. Modelle 13fach, auf $\frac{2}{5}$ verkleinert, also 5,2mal natürliche Größe

Binnenraum der Nase:

Zur Veranschaulichung des komplizierten Raumsystems der Nasenhöhle wurde ein Modell des Schleimhautreliefs der medialen und der lateralen (Abb. 26, 27) Wand hergestellt. Außerdem wurde ein Plattenmodell des Schleimhautausgusses (Abb. 26b) zusammen mit dem Ductus nasolacrimalis angefertigt. Die Primatennase ist gegenüber dem typischen Verhalten der meisten Eutheria stark vereinfacht. So läßt sich, ähnlich wie bei der Chiropterennase (Frick), das von Reinbach ausgearbeitete neue Schema über die Gliederung des Naseninnenraumes kaum anwenden. Im ganzen gesehen entspricht der Befund beim Schimpansenfetus sehr dem entsprechender menschlicher Stadien. Im Schleimhautrelief sind drei Muscheln ausgebildet, die in horizontaler Richtung verlaufen und als untere, mittlere und obere Muschel übereinander angeordnet sind (Abb. 22, 26, 27). Ihnen entsprechend Maxilloturbinale und Ethmoturbinale I/II. Eine Unterteilung in zwei Lamellen ist am hinteren Ende des Ethmoturbinale I angedeutet (Abb. 26). Ein Nasoturbinale fehlt, doch findet sich im vorderen Nasenabschnitt am Übergang von Tectum zu Paries nasi eine leichte Wulstbildung (deutlicher im Schleimhautrelief), entsprechend dem Agger nasi des Menschen. Die Betrachtung des Ausgußmodells (Abb. 26b) zeigt die drei Nasengänge. Die Grenze zwischen Pars posterior und Pars lateralis entspricht dem Ethmoturbinale I. Vor und unter diesem

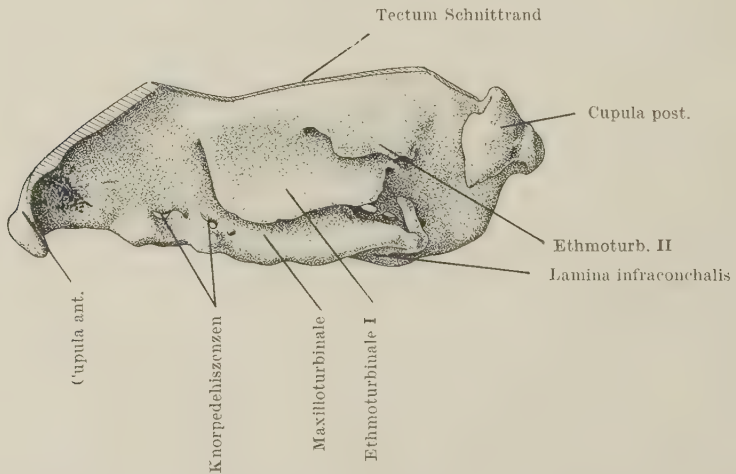


Abb. 27. Knorpelige Nasenkapsel, rechte Seitenwand von medial her gesehen. Modell 13fach, Abbildung $1\frac{1}{2}$ des Modells, also 6,5fach

entwickelt sich gegen die seitliche Nasenwand hin eine Aussackung, der Recessus lateralis. An diesem sind ein nach hinten abwärts gerichteter Recessus maxillaris (Abb. 22, 26b) und ein geringer entfalteter, nach aufwärts gerichteter Recessus frontalis zu unterscheiden. Ein Septum frontomaxillare zwischen beiden ist als rostrale Verlängerung des Paries conchalis, wenn auch nicht sehr ausgeprägt, nachweisbar. Hingegen läßt sich die von Reinbach als Recessus frontoturbinalis (Rec. lateralis superior Voit) bezeichnete Aussackung nicht deutlich abgrenzen. Somit erlaubt unser Objekt auch keine Stellungnahme zu Reinbachs Vorschlag, diesen Recessus der Pars posterior zuzuordnen. Als hinterer Teil der Wand der Pars anterior ist eine Lamina semicircularis (Abb. 22) ausgebildet. Sie bildet zugleich die vordere, mediale Begrenzung des Recessus lateralis. Vereinzelt sind Drüsen im Bereich des Septums und im Recessus lateralis nachweisbar. Eine Glandula nasalis lateralis als umschriebenes Gebilde mit typischem Ausführungsgang fehlt dem vorliegenden Stadium. Bei *Homo* wird die Drüse nach Broman angelegt, aber rasch reduziert.

f) Visceralskelet

Kieferbogen,

Gehörknöchelchen und Reichertscher Knorpel

Der Meckelsche Knorpel (Abb. 6, 7, 8, 20, 21) ist im Querschnitt rund und zeigt keine Besonderheiten der Form oder Lage. Das rostrale, symphysenwärts gerichtete Ende ist im Begriff, durch Ersatzknochenbildung (Ossiculum mentale) dem Dentale einverleibt zu werden. Dicht vor dieser Ossifikation finden sich zwei weitere in Verknöcherung begriffene kleine Knorpelreste, die als Sekundärknorpel aufgefaßt werden dürften (Abb. 7, 8). Am proximalen Ende geht der Meckelsche Knorpel in den Malleus über, der Caput und langes Manubrium erkennen läßt. Incus und Stapes zeigen keine Besonderheiten. Die Gehörknöchelchen werden von dorsal und medial durch das Tegmen tympani überdeckt, doch liegen Malleus und Incus nach lateral hin frei. Das Hammer-Amboß-Gelenk ist differenziert und besitzt einen Gelenkspalt. Auf die Formverhältnisse des Reichertschen Knorpels, insbesondere auf seine Beziehungen zur Lamina alaris, war zuvor hingewiesen worden (cf. pg. — 582).

Hyobranchialskelet

Bei der Besprechung von Zungenbein- und Kehlkopfskelet können wir uns kurz fassen, da die Befunde an dem Fetus des Schimpansen bereits in einer umfassenderen Bearbeitung des Larynx der Primaten von uns kürzlich berücksichtigt wurden (Starck-Schneider, 1960). Das Zungenbein (Abb. 28a, b) besteht aus einem einheitlichen, spangenförmigen Knorpelstück, entsprechend Corpus und Cornua branchialia I. Das Cornu hyale ist sehr kurz und diskontinuierlich mit dem Wurzelstück des Cornu branchiale I verbunden. Am Corpus findet sich eine konkave Aushöhlung der

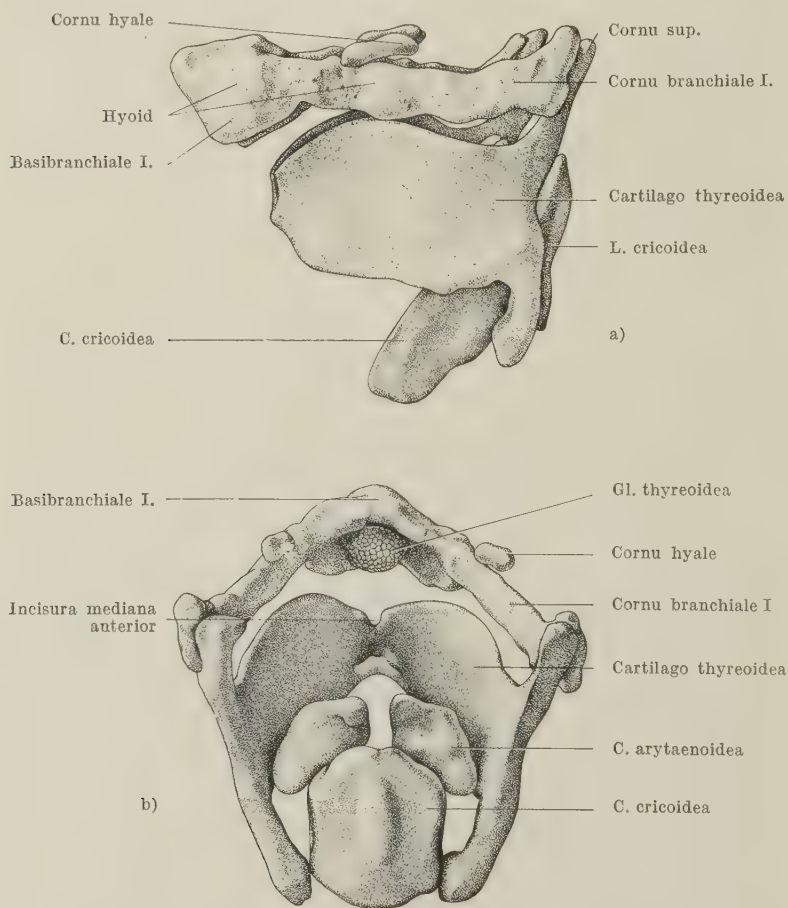


Abb. 28. Zungenbein und Larynx (Hyobranchialskelet). a) von links, b) von dorsal, Modell 25fach. Abbildung $\frac{1}{3}$ des Modells, also 8,3fach

Dorsalfläche, wie sie bei *Pan* und *Pongo* im erwachsenen Zustand meist, doch nicht immer vorkommt. Für das noch offene Problem der genetischen Zusammensetzung des Corpus bietet unser Material keinen neuen Gesichtspunkt, jedenfalls lassen sich gesonderte Anteile, die als Basihyale und Basibranchiale I zu bestimmen wären, nicht abgrenzen. Vielleicht kann eine gewisse Verbreiterung des Corpusanteiles als Hinweis auf den doppelten Ursprung des Skelettstückes gewertet werden. Die dorsale Konkavität enthält bei unserem Fetus einen medianen Schilddrüsenlappen. Die auffallend geringe Ausbildung des Cornu hyale findet sich häufig auch bei erwachsenen Schimpansen, doch sind diese Verhältnisse nach meinen Beobachtungen sehr variabel.

Die beiden Platten der *Cartilago thyreoidea* (Abb. 16, 28) sind ventral verschmolzen. Die *Incisura superior* ist tief, die *Inc. inferior* hingegen flach. Die beim erwachsenen Schimpansen recht deutliche *Linea obliqua* ist kaum angedeutet. Beide Hornpaare sind relativ gut ausgebildet und zeigen in ihrer Gesamtgestalt bereits die Form der postnatalen Stadien. Das *Cricoid* (Abb. 16, 28) ist typisch und trägt auf der dorsalen Platte eine ausgeprägte Längsleiste. Die bei *Pongo* (R. Brandes) und *Gorilla* (Kleinschmidt) beobachtete ventro-mediane Verbreiterung der Ringknorpelspange zu einer „ventralen Ringplatte“ fehlt bei *Pan*. Die *Arytaenoidknorpel* (Abb. 28) sind, ähnlich wie bei *Gorilla*, durch die langen und abwärts gebogenen *Proc. musculares* charakterisiert. Spitzenknorpel als selbständige Elemente fehlen wie bei einem adulten, von mir untersuchten Tier.

g) Osteocranium

Ersatzknochen

Ersatzknochenbildung in den verschiedenen Regionen des Chondrocraniums war bereits bei Besprechung des Knorpelschädels erörtert worden. Es bleibt übrig, eine Zusammenstellung und einen Vergleich mit entsprechenden menschlichen Stadien vorzunehmen, um einen Überblick über den Ossifikationsgrad des untersuchten Schimpansenocraniums zu gewinnen.

Folgende Ersatzknochen waren nachweisbar: *Supraoccipitale* (pg. 580), *Exoccipitalia* (pg. 578), *Basioccipitale* (pg. 578), *Prooticum* (pg. 587), *Alisphenoid* (pg. 605), paariges *Basipraesphenoid* (pg. 608), und eine Ossifikation im Bereich der *Lamina infraorbrosa*

der Nasenkapsel (pg. 612). Im Atlas und Epistropheus war das ventrale Stück des Arcus ossifiziert. Im Dens findet sich ein enchondrales Zentrum.

Aus diesen Daten läßt sich naturgemäß wenig über den Ossifikationsmodus des Chondrocraniums von *Pan* schließen. Dennoch ergeben sich einige wichtige Feststellungen, zumal bisher fetale Pongidencranien nie untersucht wurden. Auffallend ist zunächst die außerordentlich vollständige Ossifikation in der Occipitalregion (Abb. 6, 7, 30) und die geringe Verknöcherung im rostralen Bereich. Das stimmt völlig überein mit den Befunden am Menschen. Auch hier schreitet die Ossifikation der Basis von occipital nach rostral fort. Auch die frühe, weitgehende Ossifikation der Alae temporales unter Beteiligung von Zuwachsknochen ist in Übereinstimmung mit Befunden am Menschen (Augier). An der Ohrkapsel ist nur ein Prooticum nachweisbar (Abb. 6, 11), während bei vergleichbaren menschlichen Stadien (110–115 mm) auch das Opisthoticum und das hintere canaliculäre Zentrum gleichzeitig auftreten. Präparative Veränderungen am Knorpel der Ohrkapsel zeigen aber, daß auch beim Schimpansen das Erscheinen der beiden letztgenannten Verknöcherungszentren kurz bevorsteht. Bei *Homo* wird angegeben, daß die Verknöcherung der Nasenkapsel in den Conchae beginnt, dann auf Paries nasi (Lam. papyracea) übergreift; um den Zeitpunkt der Geburt erreicht diese Ossifikation die Lamina cribrosa, die außerdem auch noch ein selbständiges mediales Ossifikationszentrum enthält. Zum Schluß verknöchert das Septum (Lamina perpendicularis). Die Ossifikation des Maxilloturbinale (Paries nasi) erscheint früher als die in den Ethmoturbinalia (Augier). Die Ossifikation schreitet also in der Nasenkapsel von unten nach oben fort. Das Verknöcherungszentrum in der Lamina infraconchalis (Abb. 7) ist der einzige Ossifikationspunkt in der Nasenkapsel des *Pan*-Embryos. Es entspricht einem vorderen Bezirk des Maxilloturbinale. Also auch im Verknöcherungsmodus der Nasenkapsel dürfte der Schimpanse sich ähnlich verhalten wie *Homo*. Das früh auftretende Zentrum im Maxilloturbinale ist im übrigen für andere Eutheria nachgewiesen (*Oryctolagus* Frick-Heckmann).

Zusammenfassend können wir feststellen, daß bei *Pan troglodytes* zumindest bis zu dem untersuchten Entwicklungsstadium die Genese der Ersatzknochen dem gleichen Entwicklungsmuster folgt wie bei *Homo*. Über die spätere Entwicklung der Schädelknochen vom Schimpansen ist relativ wenig bekannt. A. H. Schultz (1940)

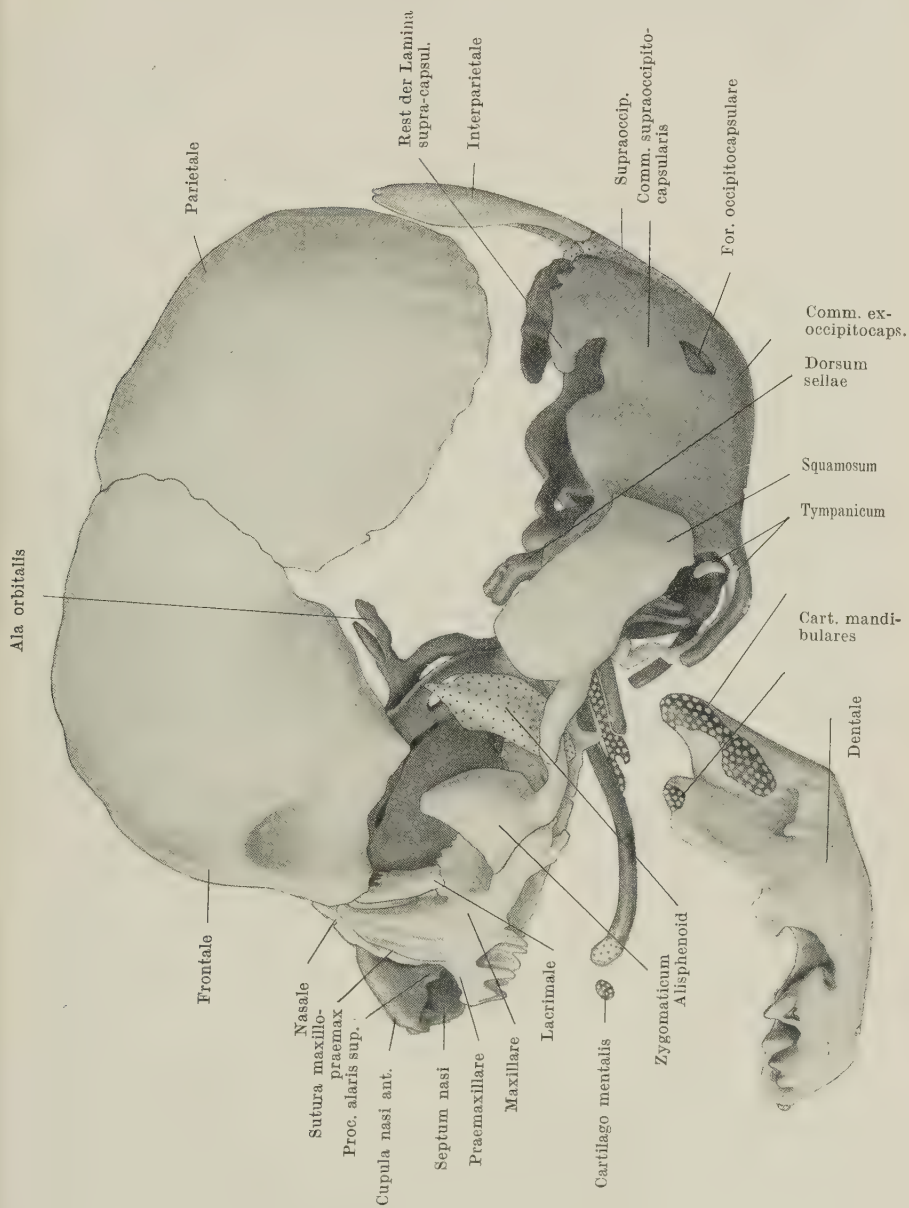


Abb. 29. Modell des Craniums von *Pan troglodytes*, 71 mm SchStlg., von links her gesehen, mit Darstellung der Deckknochen. Modell 13fach. Abbildung $\frac{1}{3}$ des Modells, also 4,3fach

hat die Besonderheiten der Pterionregion hervorgehoben und gibt an, daß unter 62 Schimpansenschädeln mit offenen Suturen nur 1mal Alisphenoid und Parietale in Kontakt kommen und Frontale und Squamosum voneinander trennen, wie es bei *Homo* die Regel ist. In 61 Fällen trat die Squama temporalis mit dem Frontale in Kontakt. Schultz diskutiert die Möglichkeit, daß ein Fontanellenknochen, der genetisch einem abgegliederten oberen Teil der Ala temporalis entsprechen müßte, mit der Squama temporalis ver-

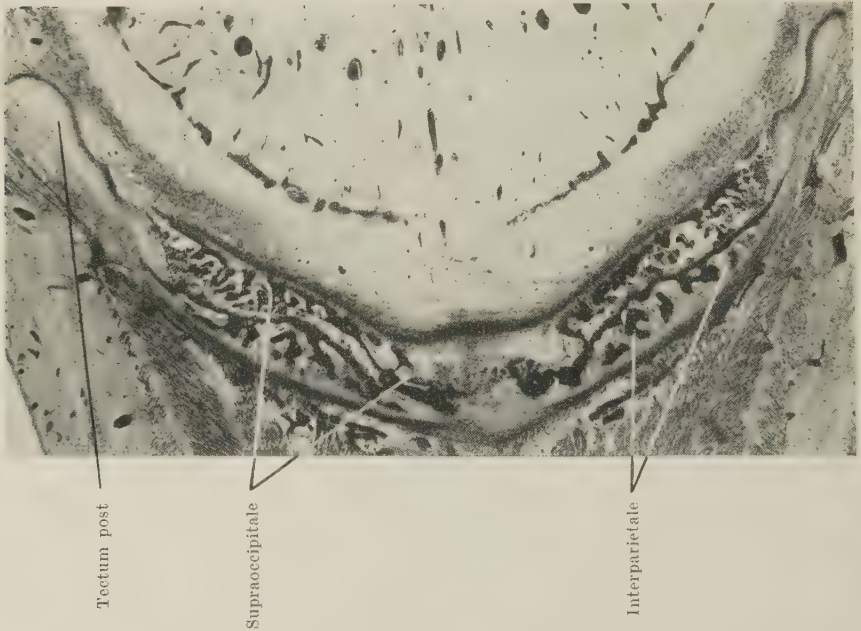


Abb. 30. Schnitt durch die Hinterhauptsschuppe. Das Interparietale ist mit dem Supraoccipitale verlötet und lagert diesem exokranial auf. Lage des Schnittes cf. Abb. 10

schmilzt und deren „vorderen Arm“ bildet. Wir halten diese Möglichkeit aus folgenden Gründen für sehr wahrscheinlich: 1. Beim Fetus reicht das Alisphenoid weiter nach dorsal als das Squamosum. 2. Der terminale Teil der Ala temporalis entsteht aus schwer abgrenzbarem Zuwachsknochen, der möglicherweise leicht abgegliedert und der Squama einverleibt werden kann. 3. Beim Fetus von *Pan* fehlt der vordere Arm der Squama temporalis noch, im Vergleich mit kindlichen Schimpansenschädeln.

Deckknochen

Das untersuchte Stadium von *Pan* besitzt ein ausgedehntes Interparietale, das weitgehend mit dem Supraoccipitale verbunden ist (Abb. 6, 7, 8, 29, 30). Der Knochen läßt dorsal zwei Seitenteile erkennen, die durch eine Incisura mediana superior, die etwa die dorsale Hälfte des Knochens durchschneidet, getrennt werden (Abb. 6). Die untere Hälfte des Interparietale läßt keinerlei Unterteilung erkennen. Die primär paarige Natur des Knochens ist also weitgehend verwischt. Im ganzen liegt das Interparietale oberflächlicher als das Supraoccipitale, mit dessen exocranialer Fläche es breitflächig vereinigt ist. Die Grenze des Deckknochens gegenüber dem Ersatzknochen bleibt jedoch im Schnittbild gut erkennbar (Abb. 30). Über die Entwicklung von Supraoccipitale und Interparietale beim Menschen herrscht im Schrifttum eine erhebliche Verwirrung, da Deutungen von großer Tragweite auf Grund von Variationen und Sonderbildungen gezogen wurden, ohne daß diese Hypothesen durch embryologische Befunde gestützt wurden. Erst Augier (1931 a, b; 1935) hat die Vorgänge durch sehr sorgfältige Untersuchung eines umfangreichen Materials menschlicher Feten (300 Feten von 17 bis 225 mm) geklärt. Dadurch wurde der Nachweis erbracht, daß das Interparietale in der ersten Anlage bei *Homo* paarig auftritt, und zwar erscheinen diese Zentren bei Embryonen von 35 bis 45 mm Länge dicht über dem oberen Rand des Tectum posterius. Sie vereinigen sich außerordentlich schnell miteinander und verbinden sich auch mit der exokranieln Fläche des Supraoccipitale, das nie paarig entsteht. Bei Embryonen von 50 mm ist die Verschmelzung von Interparietale und Supraoccipitale zu einer einheitlichen Hinterhauptsschuppe stets durchgeführt. Der Zustand bei dem untersuchten Schimpansenfetus entspricht vollständig dem Bild, das bei entsprechenden menschlichen Stadien zu erwarten wäre.

Das Parietale bildet eine ausgedehnte Knochenplatte, die rostral mit dem Frontale, occipital mit dem Interparietale in Kontakt steht (Abb. 29). Zu irgendwelchen Strukturen des Chondrocraniums besteht keine direkte Verbindung, insbesondere nicht zu Ala orbitalis, Ohrkapsel oder Lamina supracapsularis. Unter dem ventralen Rand des Parietale bleibt eine weite Lücke in der Schädelswand noch von Skelettelementen frei (Abb. 29). Sie wird vorn vom Frontale, basal von Ala temporalis, Squamosum und Ohrkapsel, hinten von Lamina supracapsularis und Interparietale umfaßt.

Das Frontale (Abb. 29) ist ausgedehnt und besitzt neben der Squama bereits eine Pars orbitalis. Die Stirnbeinschuppe reicht bis zur medianen Sagittalebene. Sie ist stark gewölbt und trifft hinten den Vorderrand des Scheitelbeines.

Die Pars orbitalis bildet ein nahezu vollständiges Dach über der Augenhöhle. Am vorderen unteren Rand ist ein Processus orbitalis medialis ausgebildet. Dieser steht mit dem Nasale, dem Proc. frontalis des Os maxillare und dem Lacrimale in Kontakt. Hinter und unter dem Proc. frontalis ossis maxill. schiebt sich ein schmaler Frontalfortsatz des Os praemaxillare (Abb. 25, 29) bis ans Stirnbein heran. Dem Frontale liegen innen die breite Commissura orbitonasalis und der Vorderrand der Radix praeoptica und der Ala orbitalis an. Die Öffnung der Orbita ist nach vorn gerichtet. Auffallend ist die starke Stirnwölbung des Frontale im Vergleich mit dem erwachsenen Tier.

Das Os nasale ist ausgebildet (Abb. 23, 25, 29), liegt an typischer Stelle der Nasenkapsel auf und steht in Kontakt mit Maxillare und Lacrimale.

Das Os lacrimale (Abb. 25, 29) umfaßt den Ductus nasolacrimalis von hinten her und besitzt die erwähnten Beziehungen zum Stirnfortsatz des Prämaxillare.

Das Zygomaticum (Abb. 29) hat einen dreieckigen Körper und einen lang ausgezogenen Proc. zygomaticus, der sich von medial und oben an den Jochfortsatz des Squamosums anlegt. Der kräftige Proc. maxillaris am Ventralrand des Knochens liegt dem Maxillare an. Die typische Naht zwischen beiden Knochen ist also ausgebildet und verläuft schräg von vorn, medial, oben nach lateral, hinten unten.

Der Vomer (Abb. 7, 8, 22, 25) liegt dem Unterrand des Nasenseptums an, hat im Querschnitt typische V-Form und erstreckt sich hauptsächlich über das Gebiet des Septumunterrandes, das keine Beziehungen zur Cartilago paraseptalis hat. Die Ausdehnung in der sagittalen Richtung entspricht etwa der Strecke, über die die Gaumenfortsätze der Maxillaria beider Seiten miteinander in Kontakt kommen. Ein Übergreifen des Vomer auf die Ossifikation des Paraseptalknorpels ist noch nicht nachweisbar.

Das Os maxillare (Abb. 7, 22, 23, 25, 29) ist, entsprechend der geringen Höhe der Gesichtspartie beim Feten, auffallend niedrig. Der Knochen bildet zwei Hauptabschnitte, von denen der eine sich

dem Paries nasi anlegt, der andere aber Ventralfläche der Nase (Gaumen) bildet. Der Nervus infraorbitalis (V_2) liegt in einer Rinne auf dem Maxillare, ein Foramen ist noch nicht gebildet. Processus frontalis, palatinus und zygomaticus sind im Zusammenhang mit den angrenzenden Knochen bereits besprochen. Der Ductus nasolacimalis hat in typischer Weise Beziehungen zum Maxillare, nachdem er zwischen Lacrimale und Paries nasi unter das Maxillare gelangt ist (Abb. 25). Der Alveolarfortsatz des Maxillare ist ausgebildet und beteiligt sich an der Gestaltung des Orbitalbodens. Im Bereich des Maxillare sind drei Zahnalveolen bereits abgegrenzt (C, P 1, P 2). Der mediale Rand des Gaumenfortsatzes legt sich dem Vomer an.

Die Entwicklung des Os praemaxillare (Abb. 7, 8, 24, 25, 29) bei Pongiden und Mensch ist lange Zeit umstritten gewesen. Die Verhältnisse liegen hier ähnlich wie beim Interparietale. Der genaue Entwicklungsablauf ist bei Menschenaffen und Mensch schwer zu verfolgen, da der Knochen außerordentlich rasch mit einem Nachbarlement, in diesem Falle dem Maxillare, verschmilzt. So wurde aus Nahtvarianten und Anomalien hypothetisch ein Entwicklungsgeschehen rekonstruiert, das nicht den tatsächlichen Verhältnissen entsprach (Albrecht, Frassetto, Leuckart, Rambault et Renault u. a.). Vallois und Cadenat haben den ganzen Fragenkomplex an großem Material studiert. Aber auch diesen Autoren gelang es ebensowenig wie Augier (1931), die vollständige Selbständigkeit der Anlage des Prämaxillare beim Menschen zu demonstrieren. Erst 1932 konnte Augier bei einem menschlichen Embryo von 26 mm SchStlg. die selbständige Anlage des Prämaxillare beobachten. Bei Embryonen von 27 und 29 mm Länge war die Anlage von Prämaxillare und Maxillare bereits an der äußeren (alveolaren) Fläche vereinigt. An der nasalen Fläche bleibt die Naht jedoch länger nachweisbar. An der Gaumenfläche kann sie sich bekanntlich bis zur Geburt halten. Es ist nun von großem Interesse, festzustellen, daß die Tendenz zur frühen Verschmelzung beider Knochen bereits beim Schimpansen zu finden ist. Maxillare und Prämaxillare waren bei dem untersuchten Fetus im Bereich der äußeren (alveolaren) Fläche und in der lateralen Hälfte der Gaumenfläche verschmolzen, so daß bei sorgfältigster Analyse der Schnittserie keine Grenze mehr feststellbar ist. Im Bereich des ganzen Processus frontalis hingegen bleiben beide Knochen noch getrennt. Das Maxillare überlagert hier das Prämaxillare von lateral. Das

Prämaxillare schiebt sich vor und hinter dem Stirnfortsatz des Maxillare an die Oberfläche (Abb. 25, 29) und gewinnt auf diese Weise den bereits erwähnten Kontakt mit dem Lacrimale. Auch A. H. Schultz (1940) betont, daß die Prämaxillarnaht beim Schimpansen außerordentlich früh synostosiert. Er fand aber bei einem Fetus von 214 mm noch eine offene Naht an der Gesichtsfläche, während bei einem Schimpansenkind von 74 Tagen die Naht in der unteren Hälfte völlig obliteriert war. Der obere Teil der Naht war in 13 von 17 juvenilen Schädeln noch offen. Nach Ashley-Montagu (1935) sollen nach Untersuchung eines sehr umfangreichen Materials aber die Nähte bei 79 % der Juvenilen (einschließlich 3 Neonati) und bei 91,5 % der Gruppe II der Juvenilen obliteriert sein, ohne Spuren zu hinterlassen. Die Variabilität im Nahtverschluß scheint also recht beträchtlich zu sein. Sicher dürfte sein, daß der Verschluß der Prämaxillarnaht beim Schimpansen an der Facialfläche von unten nach oben fortschreitet, daß der Nahtverschluß im unteren Bereich vor der Geburt bereits beginnt und daß er schließlich beim Erwachsenen komplett wird. Wenn auch, wie beim Menschen, die Tendenz zum frühen Nahtverschluß sehr deutlich ist, so besteht doch in der relativ langen Persistenz der Naht im oberen Bereich an der facialem Fläche ein wesentlicher Unterschied zwischen *Pan* und *Homo*. Beim 33-mm-Embryo von *Papio hamadryas* (Reinhard) waren Maxillare und Prämaxillare vollständig getrennt. Das gleiche fand Fischer bei *Macaca*.

An das Maxillare schließt hinten das Os palatinum (Abb. 7, 21) an. Dieser Knochen bildet eine vertikale Lamelle, die die Seitenwand des Ductus nasopharyngeus bildet und sich an den Paries nasi im hinteren Bereich auflegt. Die Pars palatina (Abb. 7) ist viereckig. Sie umschließt ein Foramen palatinum und setzt sich nach occipital in einen Fortsatz fort, der mit der Wurzel des Proc. pterygoideus alisphenoidei lateral und dem Pterygoid medial in Berührung kommt. Das Ganglion sphenopalatinum (Abb. 21) liegt der Pars verticalis ossis palatini unmittelbar lateral an. Der Nerv. palatinus, ausgehend vom Ganglion, zieht durch das For. palatinum und läßt sich bis in sein Endgebiet in der Gaumenschleimhaut verfolgen.

Das Pterygoid (Abb. 7, 20, 21) ist ein recht großes, noch völlig selbständiges Element, das im Querschnitt dreieckig erscheint. Im rostralen Bereich legt es sich von ventral und medial an die Ala temporalis an. Nach ventral und lateral besitzt das Pterygoid Kon-

takt zum hinteren Anteil des Palatinum. Am occipitalen Ende ragt das Pterygoid, sich stark verbreiternd, weit bis in das Querschnittsniveau des Canalis craniopharyngeus vor (Abb. 20, spätere Lamina medialis processus pterygoidei). In diesem Bereich ist dem Pterygoid ein Sekundärknorpel eingelagert, der in seinem oberen, dem Deckknochen eingelagerten Anteil bereits Ersatzverknöcherung zeigt. Das ventral frei vorragende Ende dieser Cartilago pterygoidea wird von der Sehne des *Musc. tensor veli palatini* umschlungen. Es kann wohl kein Zweifel daran bestehen, daß in vorliegendem Fall die Cartilago pterygoidea ein reiner Sekundärknorpel ist. Dafür spricht seine ventrale Lage, der fehlende Zusammenhang mit einem Processus pterygoideus der Ala temporalis und die Ausbildung als Gleitlager für die Tensorsehne. Damit wird nicht bestritten, daß gelegentlich bei Säugern auch eine Beteiligung des Proc. pterygoideus alae temporalis, also eines primordialen Elementes, am Aufbau des Pterygoids möglich ist.

Der Nervus petrosus superficialis major bleibt, wie oben gezeigt wurde (cf. pg. 608), in seinem ganzen Verlauf vom Nerv. petrosus profundus getrennt. Beide Nerven münden selbständig in das Ganglion sphenopalatinum ein. So kommt es bei unserem Objekt also nicht zur Bildung eines Nervus Vidianus („parabasalis“ Voit, Gaupp) in morphologischem Sinne. Naturgemäß besteht die Möglichkeit, daß der N. petrosus superfic. major dort, wo er dem Carotisgeflecht sehr nahe kommt, über dem vorderen Pol der Ohrkapsel, sympathische Fasern übernimmt (Sympathicuswinkel des Nerv. palatinus VII nach Haller von Hallerstein). Der Nerv. petrosus superfic. major verläuft, ohne das Pterygoid zu durchbohren, unter der knorplichen Schädelbasis nach vorn. Er wird dabei von ventral her durch eine Rinne des Pterygoids umfaßt. Der Nerv. petrosus profundus bleibt in seinem ganzen Verlauf medial vom Pterygoid (Abb. 20). Der Canalis nervi pterygoidei wird also von Schädelbasis und Pterygoid gebildet. Beide Nerven gelangen rostral auf die Außenseite des Os palatinum und erreichen hier das Ganglion sphenopalatinum (Abb. 21).

Das Squamosum liegt in seinem hinteren Anteil der Ohrkapsel besonders der Außenkante des Tegmen tympani an. Beziehungen zum hinteren Teil der Ohrkapsel (Pars canalicularis) bestehen nicht (Abb. 29). Die geringe Ausdehnung der Schuppe war zuvor erwähnt worden. Der größte Teil der Fenestra sphenoparietalis ist noch nicht von Skelettelementen bedeckt (Abb. 29). Im rostralen Teil ver-

breitert sich das Squamosum zu einer breiten Gelenkfläche für das Kiefergelenk. Diese Region zeigt erhebliche Einlagerungen von Sekundärknorpel (Abb. 19). Aus dem lateralen Rand des Gelenkteiles entspringt der Proc. zygomaticus squamosi, der sich über den entsprechenden Fortsatz des Os zygomaticum lagert.

Das Tympanicum (Abb. 7, 15, 16, 17, 29) bildet den typischen, nicht geschlossenen Ring. Allerdings ist der hintere Teil des Ringes noch unvollständig, nur sein oberes Ende ist gebildet. Bei *Homo* ossifiziert das Tympanicum in der Regel von drei Zentren aus, einem vorderen, einem unteren und einem hinteren, oberen (Augier). Das hintere, obere Zentrum kann gelegentlich als selbständiger Knochenbildungsherd fehlen, kann aber auch sehr lange selbständig bleiben (bis 150-mm-Stadium, Augier). Bei unserem Embryo von *Pan* dürfte der Hauptteil des Ringes den bereits vereinigten vorderen und unteren Zentren entsprechen. Das hintere, obere Zentrum ist noch selbständig. Das vordere, obere Ende des Tympanicum ist abgeflacht und verbreitert. Es liegt nach Art eines Deckknochens dem Articulare an (Abb. 7). Die Ebene des Tympanicums ist stark geneigt. Sie entspricht etwa der Neigungsebene der lateral unteren Fläche der Ohrkapsel, der das Tympanicum benachbart ist (Abb. 15, 16).

Ein selbständiges Goniale ist bei *Pan* vorhanden, doch ist es außerordentlich klein. Es liegt dem Meckelschen Knorpel im Bereich des Collum mallei an und wird in ganzer Ausdehnung lateral vom Tympanicum verdeckt (Abb. 17). Ein Foramen für die Chorda tympani ist nicht ausgebildet. Der Nerv bleibt im ganzen Verlauf medial vom Goniale.

Das Dentale (Abb. 20, 21, 29) zeigt bereits die charakteristischen Formmerkmale. Processus alveolaris, Basalbogen, Kieferwinkel, Ramus mit Processus muscularis und Proc. articularis können unterschieden werden. Der Unterkiefer läßt vier Alveolen erkennen. Die Incisivusalveole hat noch kein Inter-alveolareseptum. Die Cartilago Meckeli liegt dem Dentale hinten zunächst medial, dann medial unten an und wird in der rostralen Kieferhälfte von einer tiefen Rinne aufgenommen. Das Vorderende ist bereits in den Knochen eingebaut und teilweise (Abb. 29) durch Ersatzknochenbildung ossifiziert. Ob die vor dem Meckelschen Knorpel gelegenen Knorpelchen als abgesprengte Teile des Rostralendes des Meckelschen Knorpels oder als Sekundärknorpel aufgefaßt werden müssen,

kann nach einem Einzelstadium nicht entschieden werden. Mächtige Sekundärknorpel sind im hinteren Teil des Unterkiefers ausgebildet (Abb. 6, 7, 8, 18, 19, 20, 21, 29). Ein längliches schmales Element findet sich im Bereich des Temporalisansatzes (Proc. muscularis), ein sehr ausgedehnter Knorpel, über dessen Form die Abbildung 7, 8 informiert, erstreckt sich vom Gelenkköpfchen des Unterkiefers bis in den Angulus.

Die *Articulatio squamoso-dentalis* (Abb. 18, 19) ist bereits nach Form und Feinbau weitgehend differenziert. Beachtenswert ist die starke Beteiligung von Sekundärknorpel am Aufbau des Gelenkköpfchens und der Gelenkpfanne. Der Diskus ist ausgebildet; somit besteht bereits auch eine obere und eine untere Gelenkkammer. Der *Musc. pterygoideus lat.* setzt am Diskus und am *Caput-Collum*-Gebiet des Dentals an. Die starke Ausbildung von Sekundärknorpel an dem untersuchten Cranium von *Pan* verdient hervorgehoben zu werden. Außer dem im einzelnen besprochenen Sekundärknorpel im Dentale, Squamosum und Pterygoid bleibt hier noch nachzutragen, daß mehrere kleine Knorpelkerne auch im Maxillare auftreten. Vereinzelte Inseln von wenigen Knorpelzellen finden sich allenthalben in der Gaumennaht des Maxillare. Größere Knorpelkerne (Abb. 7) sind am Vorderende der Gaumennaht des Maxillare und am Übergang zum hinteren Viertel der Naht ausgebildet.

h) Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Befunde am Cranium eines Fetus von *Pan troglodytes* (Blumenbach) von 71 mm SchStlg. sollen im folgenden knapp zusammengefaßt werden. Es handelt sich bei dem untersuchten Objekt um das erste fetale Cranium eines Pongiden, das mit modernen Methoden bearbeitet wurde. So bleiben naturgemäß viele Fragen noch offen. Wir sind heute noch weit von einer vollständigen Kenntnis des Craniums der Primaten entfernt und stehen, was die Kenntnis der Entwicklung des Schädels anbetrifft, noch ganz am Anfang, wenn wir von *Homo* absehen. Immerhin liegen aber genug Befunde vor, um das untersuchte Cranium mit dem von niederen Primaten wie mit dem des Menschen zu vergleichen. Das wesentliche Ergebnis, das unsere Studie erbrachte, ist die Feststellung, daß das Schimpansenocranium des bearbeiteten Stadiums in geradezu erstaunlicher Weise entsprechenden menschlichen Stadien ähnelt. Nahezu alle beobachteten morphologischen Unterschiede zwischen *Homo* und

Pan am fetalen Schädel sind quantitativer Natur. Demgegenüber sind die Differenzen zwischen dem untersuchten Cranium und den bekannten embryonalen Affenschädeln (*Saimiri*, *Alouatta*, *Macaca*, *Papio*, *Presbytis*) beträchtlicher. Wir müssen aber zunächst vermeiden, Schlüsse von großer Tragweite aus einem Vergleich dieser Formen zu ziehen, da das Material noch zuwenig umfangreich ist und die Stadien häufig nicht vergleichbar sind. Da ein erfreulich großes Material an Affenkeimlingen derzeit im Frankfurter Institut bearbeitet wird, mögen Vergleiche und Schlußfolgerungen zurückgestellt werden, bis diese Untersuchungen abgeschlossen sind. Eine Einordnung unseres Befundes in die Ergebnisse der Cranienforschung am Menschen ist hingegen möglich.

Das Cranium des Schimpansenfetus im ganzen ist gekennzeichnet durch seine ballonartige Form mit starker Wölbung der Stirn- und Scheitelregion, durch das Zurücktreten der Kiefer-Gesichts-Partie gegenüber dem Hirnschädel und durch starke Reduktion der Seitenwandbildung im Bereich des Chondrocraniums. Diese Kennzeichen zusammengenommen bestimmen bereits bei oberflächlicher Betrachtung die große Ähnlichkeit mit dem Cranium menschlicher Feten.

Die Basisform wurde genau beschrieben. Der Embryo von *Pan* ist klinorhynch. Die Deklination des Kiefer-Nasen-Skeletts gegenüber der Schädelbasis ist etwas stärker als bei erwachsenen Schimpansen, doch ist die Differenz zu gering, um hieraus Schlüsse ziehen zu können, da das Ausmaß der individuellen und altersmäßigen Variabilität nicht genügend bekannt ist. Eine selläre Knickung fehlt wie beim erwachsenen Schimpansen. Sicher aber nimmt, im Gegensatz zu *Homo*, die Knickung der Schädelbasis bei *Pan* in der Ontogenese nicht zu. Wie Kummer gezeigt hat, läuft die Entwicklung der Schädelform und besonders der Basisgestalt bei Schimpanse und Mensch trotz ähnlichen Ausgangszustandes völlig verschieden ab. Die Form der menschlichen Schädelbasis kann keinesfalls durch „Fetalisation“ aus der eines Pongidenembryos abgeleitet werden.

Occipitalregion

1. Die Basalplatte ist zwischen den vorderen Polen der Ohrkapsel breit, die schmalste Stelle liegt in Höhe der Comm. basicochlearis.
2. Das Tectum ist bei *Pan* nach hinten umgelegt, wenn auch nicht so stark wie bei *Homo* (80 mm, Hertwig-Gaupp). *Presbytis* verhält sich ähnlich, während bei *Macaca* die Occipitalregion steiler steht.

3. Die Ossifikation von Basioccipitale, Exoccipitalia und Supraoccipitale ist bereits weit vorgeschritten.
4. Die Incisura supraoccipitalis ist noch nicht geschlossen.
5. Eine rudimentäre Lamina supracapsularis ist vorhanden, eine Lamina parietalis fehlt.
6. Commissura basicochlearis anterior und posterior sind ausgebildet. Bei den meisten untersuchten Primaten, einschließlich *Homo*, fehlt die Fissura basicochlearis bis auf Reste. Sie ist bei *Pan* hingegen sehr ausgeprägt.
7. Lamina alaris und Recessus supraalaris sind vorhanden. Ein kurzer Proc. paracondylicus ist ausgebildet. Dieser ist einseitig mit der Hyalbogenspanne partiell verschmolzen. Durch das entstandene Foramen verläßt der Nerv. VII die Tympanalregion. In diesem Befund wird ein Hinweis darauf gesehen, daß vielleicht Hyalbogenmaterial an der Bildung des Proc. paracondylicus beteiligt sein kann.
8. Die Kopfgelenke folgen dem pentacoelen Typ.

Regio otica

1. Die Ohrkapseln liegen nahezu vollständig subcerebral, allerdings nicht so ausgeprägt wie bei *Homo*. Der vordere vertikale Bogengang steht aber höher als bei *Homo*.
2. Die Ohrkapsel im ganzen scheint bei *Pan* im Vergleich zum Hirneavum größer zu sein als bei *Homo*, wenn sich auch diese Relation nicht eindeutig zahlenmäßig erfassen läßt.
3. Seitenwandbildungen fehlen in der Ohrregion.
4. Die Commissura alicochlearis fehlt vollständig, wie meist bei *Homo* (Reste bei *Homo* nachgewiesen).
5. An der Ohrkapsel hat die Ossifikation mit einem vorderen canaliculären Zentrum (Prooticum) begonnen.
6. Die Fossa subarcuata anterior ist ausgeprägt. Diese hat keine Beziehungen zu Plexus chorioideus und Flocculus (Paraflocculus). Die Auffassung von Delattre über die Bildung der Fossa subarcuata wird zurückgewiesen.
7. Die Befunde im Bereich von Fenestra rotunda, Foramen perilymphaticum und Fossula fenestrae rotundae bestätigen die Beobachtungen von Frick an anderen Eutheria einschließlich Mensch.
8. Aufteilung des Nerv. VIII und Foramina acustica verhalten sich typisch. Ein Foramen singulare fehlt. Das Foramen acusticum superius nimmt die Rami ampullares ant. und lat., den Ram. utricularis und einen dünnen Ram. saccularis sup. auf. Durch das Foramen acust. inf. treten Ram. cochlearis, saccularis infer. und ampullaris post. ein.
9. An der Innenseite der Crista parotica findet sich ein bisher bei keiner Form bekannter knorplig ungeschlossener Canaliculus chordae tympani posterior.

10. Das Tegmen tympani ist ausgedehnt und offenbar erheblich stärker ausgebildet als bei dem Homo-Modell von Hertwig-Gaupp und Macklin. Der Nerv. VII tritt durch einen Einschnitt im Tegmen tympani, nicht durch ein knorplig umfaßtes Loch.
11. Die Commissura suprafacialis ist typisch ausgebildet.
12. Nerv. VII und Chorda tympani verlaufen typisch.
13. Ein Entotympanicum fehlt.
14. Lateraler und hinterer Bogengang sind durch ein Knorpelseptum getrennt.

Regio orbitotemporalis

1. Die Trabekelplatte ist im Bereich der Hypophysengrube am breitesten.
2. *Pan* besitzt auf dem untersuchten Stadium ein nicht sehr deutliches Septum interorbitale. Das Vorkommen eines Interorbitalseptums bei Primaten wird an einem umfangreichen Material untersucht und der Nachweis erbracht, daß es sich um eine außerordentlich plastische Struktur handelt, der kein phylogenetischer Wert zukommt. So besitzt beispielsweise *Alouatta* auf jungem Stadium kein Septum, während es später sehr ausgeprägt wird. Damit entfallen alle Spekulationen, die mit dem Septum interorbitale als einem spezifischen Kennzeichen des Primatencraniums rechnen. Vor allem werden damit die Einwände von Henckel gegen die taxonomische Einordnung von *Tupaia* in die Primatenreihe hinfällig. Bei der Ausbildung eines Interorbitalseptums spielt außer der Größenrelation von Auge und Nase und der Stellung der Augen auch der Knickungsgrad der Basis eine Rolle (*Papio hamadryas*).
3. Das Dorsum sellae ist sehr ausgedehnt und perforiert. Morphologie und Entstehung der verschiedenen Dorsumbildungen werden besprochen.
4. *Pan* besitzt einen weiten *Canalis craniopharyngeus*, der Venen enthält. Die Möglichkeit der Persistenz eines echten Hypophysenkanales auch am Osteocranium wird erörtert. Auch bei erwachsenen Pongiden persistiert der *Canalis craniopharyngeus* erheblich häufiger als bei *Homo*.
5. Proc. alaris und Lamina ascendens sind diskontinuierlich verbunden. Das Alisphenoid ist weitgehend verknöchert (Zuwachsknochen am peripheren Rand).
6. Der knorplige Processus pterygoideus ist schwach ausgebildet.
7. Foramen ovale und Foramen rotundum fehlen noch. Das For. rotundum kann auch beim juvenilen Schimpansen noch mit dem For. lacerum ant. zusammenhängen.
8. Der Nerv. petrosus superfic. major verläuft typisch, vereinigt sich aber erst am Ganglion sphenopalatinum mit dem Nerv. petrosus profundus. Der Nerv. petrosus profundus verläuft auf einer Seite durch einen knorplig umschlossenen Kanal in der Schädelbasis. Ein solcher Kanal war bisher nicht bekannt.

9. Die Ala orbitalis ist sehr schwach entwickelt. Links hängt das terminale Stück des Orbitalflügels nicht mit dem basalen Anteil zusammen. Die Alae orbitales haben keine Verbindung zur Ohr- oder Hinterhauptregion.
10. Die Ossifikation eines paarigen Basipraesphenoids hat begonnen.
11. Die Commissura orbitonasalis ist sehr breit und erstreckt sich weit nach rostral. In diesem Punkt besteht ein deutlicher Unterschied gegenüber allen bekannten menschlichen Cranien.
12. Ein Foramen suprasedale ist links vorhanden. Das Planum suprasedale kann danach auch rechts abgegrenzt werden.
13. Die Art. carotis interna und die Augenmuskelnerven verhalten sich typisch. Die Carotis wird dorsal lateral vom Nerv. VI überkreuzt. Ein knorplig umgrenztes Foramen caroticum fehlt.
14. Laminae hypophysiales (Proc. paroptici) fehlen. Die geraden Augenmuskeln entspringen am hinteren unteren Rand des Foramen opticum. Der M. obliquus superior entspringt weiter rostral in der Gegend der Radix praesphenica. Der M. obliquus inferior entspringt weit vorn an der Nasenkapsel.

Regio ethmoidalis

1. Ausbildung der vorderen Nasenkuppel und Orientierung der Fenestra nasina nach vorn abwärts lassen das Schimpansencranium deutlich gegenüber den Modellen von menschlichen Cranien (Gaupp-Hertwig, Macklin) abweichen. Dennoch liegt offenbar kein spezifisches Unterscheidungsmerkmal vor, da Rehmke einen Befund (*Homo* 75 mm) abbildet, der dem des *Pan*-Fetus völlig entspricht. Die Cartilago alaris major entsteht durch Herauslösung aus der vorderen Nasenkuppel.
2. Die Unterkante des Septum nasi liegt rostral, unverdeckt von Seitenwand, frei.
3. Ein kleines Foramen ethmoidale ist vorhanden.
4. Die Fenestra basalis geht in die Fenestra nasina über. Eine Zona annularis fehlt; desgleichen fehlt die Lamina transversalis ant.
5. Ein Proc. alaris superior ist angedeutet.
6. Die Ossifikation hat im Bereich der Lamina infraorbitalis rostral begonnen (Maxilloturbinale).
7. Der Ductus nasolacrimalis hat eine sekundäre hintere Mündung. Das Vorderende des Ganges ist noch vorhanden, endet aber blind.
8. *Pan* besitzt einen Proc. paranasalis, der durch Beziehungen zu Ductus nasolacrimalis, Maxillare und Grenzgebiet zwischen Pars anterior und P. lateralis gekennzeichnet ist. Seine Homologie mit dem Proc. maxillaris ant. der Reptilien ist wahrscheinlich.
9. Das Solum nasi ist sehr unvollständig. Eine Cartilago paraseptalis ant. ist vorhanden. Sie geht rostral in eine Cartilago ductus nasopalatini über. Engere Beziehungen zwischen Paraseptalknorpel und Jacobsonschem

Organ bestehen nicht. Der Ductus nasopalatinus ist in seiner unteren Hälfte vollständig — ohne Restbildungen — obliteriert.

10. Im Nasenbinnenraum sind drei Muscheln zu unterscheiden. Sie entsprechen dem Maxilloturbinale und den Ethmoturbinalia I, II.
11. Der Recessus lateralis läßt einen Recessus maxillaris und einen Rec. frontalis erkennen. Die Lamina semicircularis ist typisch ausgebildet. Ein Rec. frontoturbinalis ist nicht abgrenzbar. Das für die Nase makrosomatischer Säuger von Reinbach entworfene Schema der Gliederung ist auf die Primatennase nicht anwendbar.
12. Eine Glandula nasalis lateralis fehlt auf dem untersuchten Stadium.

Visceralskelett

1. Kieferbogen und Gehörknöchelchen zeigen keine Besonderheiten.
2. Das Zungenbein besteht aus einem einheitlichen Knorpelstück, entsprechend Corpus und Cornu branchiale I. Das Cornu hyale ist kurz und ist diskontinuierlich mit dem Cornu branchiale I verbunden. Das Corpus besitzt eine deutliche dorsale Konkavität, wie sie für das Zungenbein des erwachsenen Schimpansen charakteristisch ist.
3. Das Larynxskelett wird beschrieben.

Osteocranium

1. Folgende Ersatzknochen sind vorhanden: Supraoccipitale, Exoccipitalia, Basioccipitale, Prooticum, Alisphenoid, paariges Basipraesphenoid und eine Ersatzverknöcherung im Bereich des Maxilloturbinale.
2. Die Ossifikation schreitet von occipital nach rostral fort. In der Nasenkapsel beginnt die Verknöcherung unten und schreitet nach oben fort. Das gleiche Entwicklungsmuster gilt für *Homo*.
3. Dem Squamosum gliedert sich vermutlich in der späteren Ontogenese, entsprechend der Auffassung von Schultz, ein Teil des Zuwachsknochens am Alisphenoid an und verursacht dadurch die Besonderheiten im Nahtbild der Pteriongegend.
4. Das Interparietale ist mit dem Supraoccipitale verschmolzen. Die Genese der Hinterhauptsschuppe wird diskutiert.
5. Frontale, Parietale, Nasale, Lacrimale, Zygomaticum, Palatinum sind typisch ausgebildet.
6. Das Vorderende des Vomer überdeckt in einem kurzen Stück den Paraseptalknorpel. Ein Übergreifen des Deckknochens auf den Knorpel konnten wir an unserem Objekt nicht auffinden.
7. Die Bildung des Praemaxillare bei Pongiden und *Homo* wird besprochen. Bei dem untersuchten Fetus war die Praemaxillarnaht im unteren Bereich an der Gesichtsfläche und im lateralen Teil der Gaumenfläche bereits obliteriert.

8. Das Pterygoid ist ein typischer Deckknochen. Die Cartilago pterygoidea des untersuchten Objektes ist Sekundärknorpel, der ein Gleitlager für die Sehne des M. tensor veli pal. bildet. Der N. pterygoideus (petrosus superfic. major) läuft zwischen Pterygoid und knorpeliger Schädelbasis.
9. Das Squamosum besitzt einen bereits deutlich differenzierten Gelenkteil, an dessen Bildung Sekundärknorpel beteiligt ist. Der vordere Teil der Schuppe ist schwach entwickelt. Die Fenestra sphenoparietalis ist noch zum größten Teil offen.
10. Das Tympanicum besteht aus zwei Teilen, einem kleinen, hinteren oberen und einem großen, vorderen unteren Stück. Die Art der Ossifikation des Tympanicums entspricht der des Menschen.
11. Das Goniale ist sehr klein und wird völlig vom Tympanicum verdeckt. Es ist nicht von der Chorda tympani durchbohrt. Diese bleibt medial vom Goniale.
12. Tympanicum und Goniale lassen noch deutlich die Natur eines Deckknochens auf dem Meckelschen Knorpel erkennen.
13. Das Maxillare enthält mehrere Sekundärknorpel im medialen Teil des Processus palatinus.
14. Das Dentale enthält zwei Sekundärknorpel, einen im Proc. muscularis und einen sehr ausgedehnten im Capitulum-Angulus. Es ist nach Form und Struktur bereits weit differenziert.
15. Der Meckelsche Knorpel zeigt an seiner rostralen Spitze Ersatzknochenbildung. Vor dieser Spitze finden sich im Dentale zwei isolierte Knorpelkerne jederseits.
16. Das Kiefergelenk ist weitgehend differenziert. Diskus, obere und untere Gelenkhöhle sind typisch ausgebildet.

Versuchen wir, aus den Einzelbefunden diejenigen herauszuheben, in denen ein deutlicher Unterschied zwischen *Pan* und *Homo* besteht, so bleibt dabei zu beachten, daß ein derartiger Vergleich noch keine Rückschlüsse in phylogenetischer Hinsicht zuläßt, da über die Variabilität am Schimpansen-Chondrocranium gar nichts, über die Variabilität am fetalen Osteocranium sehr wenig bekannt ist.

Der auffälligste Unterschied zwischen dem Cranium von *Pan* und entsprechenden menschlichen Feten besteht in der Ausbildung einer stark geknickten und weit nach rostral ausgedehnten Commissura orbitonasalis beim Schimpansen (Abb. 6 pg. 585). Dies ist nahezu das einzige morphologische Kennzeichen am Cranium, dem wir mit Reserve einen spezifischen Charakter zusprechen möchten. Daneben wäre noch die exakt schwer faßbare Differenz in relativer Ohrkapselgröße und Stellung der Pars canalicularis zu nennen (Abb. 6 pg. 585). Im vorliegenden Einzelfall bestehen weiterhin folgende Unterschiede gegenüber *Homo*: 1. Lange Persistenz des Canalis

craniopharyngeus. 2. Stärkere Ausbildung des Tegmen tympani. 3. Fehlen des Foramen singulare. 4. Tendenz zur Verschmelzung von Foramen rotundum und For. lacerum ant. 5. Ausbildung der Kommissuren zwischen Ohrkapsel und Basalplatte. 6. Formgestaltung der vorderen Nasenkuppel. Es kann wohl nicht bezweifelt werden, daß alle aufgezählten Merkmale auch bei *Homo* vorkommen können. Für 1—4 ist dies nachgewiesen. Für 6. würde ein Unterschied anzunehmen sein, wenn nicht das Modell von Rehmke auch für dies Merkmal die außerordentliche Variabilität erweisen würde (cf. pg. 612). Über Merkmal 5 läßt sich nichts aussagen, doch wissen wir, daß gerade dies in der Säugerreihe so außerordentlich variiert, daß es phylogenetisch nicht auswertbar ist. Auffallend ist, daß Form und Ausbildung von Zungenbein (hintere Konkavität) und Larynx (Thyreoid, Aryknorpel) bereits deutlich Charaktere des erwachsenen Schimpansen in der Anlage zeigen. Schließlich sind noch als neuartige Befunde zu erwähnen das Vorkommen eines Canaliculus chordae tympani post. am Knorpelskelett und eines Canalis nervi petrosi profundi in der knorpeligen Basis (einseitig) und die Verschmelzung des Reichertschen Knorpels einseitig mit der Lamina alaris. Schultz hat in langjährigen Forschungen an einem einzigartigen Material immer wieder den Nachweis geführt, daß spezifische Merkmale einer Art nur gefunden werden können, wenn sich die Untersuchung auf ein genügend umfangreiches Material stützt. An zahlreichen Beispielen konnte gezeigt werden, daß Merkmale, die im Schrifttum meist als Kennzeichen der Tierprimaten gewertet wurden, auch beim Menschen vorkommen (Nahtverhalten in der Ethmoidalregion und in der vorderen Schädelgrube, Struktur des Sternums, Fußskelett, Promontorium an der Wirbelsäule u. v. a.). Spezifische Merkmale des Menschen können entweder grundsätzlich und fundamental sein oder sie sind quantitativer Natur und nur statistisch erfaßbar. Schultz hat gezeigt, daß im Schrifttum zahlreiche Merkmale in die erste Kategorie gerechnet werden (Wood Jones), die im Grunde genommen bei Überprüfung eines ausreichenden Materials nur quantitativer Natur sind. Vielfach ist das Auftauchen von spezifischen menschlichen Merkmalen im Evolutionsgeschehen auf Änderungen im Entwicklungsgeschehen während der Ontogenese zurückführbar. Accelerationen und Abbreviationen, also Veränderungen im Tempo des Entwicklungsablaufes, spielen dabei eine wesentliche Rolle. Die Untersuchung eines fetalen Craniums vom Schimpansen hat uns zu der Auffassung geführt, daß

die morphologischen Kennzeichen, die sich zur Zeit aus diesem Befund gewinnen lassen, sich in der Mehrzahl nur in quantitativer Hinsicht gegenüber menschlichen Merkmalen abgrenzen lassen. Dennoch wird der Kenner aus der Kombination der Einzelmerkmale bereits auf den frühen Fetalstadien das Pongidencranium vom menschlichen Cranium unterscheiden können. Eindeutig konnte auch gezeigt werden, daß sich die Menschwerdung keineswegs als Fetalisationsprozeß im Sinne von L. Bolk darstellt. „*Fetalisation*“ als fundamentaler Prozeß der Menschwerdung würde besagen, daß die spezifisch menschlichen Kennzeichen in ihrer Gesamtheit als Ergebnis eines ontogenetischen Verzögerungsprozesses gedeutet werden müssen. Demgegenüber hat Schultz gezeigt, daß auch zahlreiche Beschleunigungen im menschlichen Ontogeneseablauf auftreten (frühe Ossifikation des Sternums, früher dauernder Descensus). Wir fügen hinzu 1. frühzeitiger Schluß der Prämaxillarnah; die Tendenz hierzu bei Pongiden bereits eingeleitet. 2. Früher Verschuß des Canalis craniopharyngeus im Vergleich zu Pongiden (nicht zu niederen Primaten). Kummer hat im Vergleich zwischen Schädeln von Mensch und Pongiden zeigen können, daß trotz ähnlichen Ausgangszustandes in der Ontogenese die Entwicklung in beiden Fällen verschiedene Richtungen einschlägt. Die Ähnlichkeit des reifen menschlichen Craniums mit dem des fetalen Pongiden beruht nicht auf einem Stehenbleiben im Sinne einer Fetalisation. Der Schädel des erwachsenen Menschen gleicht keinem bestimmten Entwicklungsstadium des Pongidencraniums, sondern ist das Resultat eines progressiven Gestaltbildungsprozesses. Das Größenverhältnis zwischen Hirn- und Kieferschädel beim erwachsenen Menschen scheint im Vergleich mit dem erwachsenen Pongidenschädel — um nur ein Beispiel zu nennen — deutlich fetale Proportionen bewahrt zu haben. Tatsächlich aber ist es das Resultat besonderer Wachstumsprozesse und eigener Kombinationen von Accelerationen und Abbreviationen, die einen fetalen Charakter des Formbildes vortäuschen. An der Entwicklung der Schädelbasis (Kummer) ist dieses Geschehen besonders leicht zu demonstrieren. Schließlich sei hervorgehoben, daß in vorliegender Arbeit gezeigt werden konnte, daß auch das Septum interorbitale, das so oft als spezifisches Primatenmerkmal angesehen wurde, ein sehr wandelbares Merkmal ist, daß in der Primatenreihe Formen mit und ohne Interorbitalseptum vorkommen und daß die Ausbildung dieser Struktur innerhalb einer Art je nach dem Altersstadium

wechseln kann. Damit verlieren die Hypothesen (Henckel), die *Tupaia* aus der Primatenreihe ausschließen wollen, ihre Hauptstütze.

Schrifttum

- Amat Muñoz, P.: Vergleichende Untersuchungen zur endocranialen Morphologie und zur craniocerebralen Topographie von Giraffe und Okapi. (*Mammalia, Paraxonia, Pecora, Giraffoidea*). Morph. Jahrb. **100** (1959) 213—264.
- Ashley-Montagu, M. F.: The premaxilla in the primates. Quart. Rev. Biol. **10** (1935) 32—59.
- Augier, M.: Squelette céphalique. In Poirier, P. et A. Charpy, Traité d'Anatomie humaine **I** (1931) 89—654, 4^{ème} éd. Paris, Masson. (1931).
- Quelques problèmes relatifs au développement du crâne. I. Voute occipitale chez l'homme et d'autres mammifères. Arch. d'Anat. **13** (1931) 35—66.
- Recherches sur le développement du crâne osseux et cartilagineux chez le fœtus de *Sus scrofa dom.* Arch. d'Anat. **19** (1935) 90—134.
- Bähler, H.: Das Primordialcranium des Halbaffen *Microcebus murinus*. Diss. Auszug Med. Fak. Bern 1938.
- Bast, Th. H., and B. J. Anson: The temporal bone and the ear. Thomas, Springfield Ill. (1949).
- Beer, G. R. de: Studies on the Vertebrate head II. The orbito-temporal region of the skull. Quart. J. micr. sci. **70** (1926) 263—370.
- The development of the vertebrate skull. Oxford 1937.
- Biegert, J.: Der Formwandel des Primatenschädels und seine Beziehungen zur ontogenetischen Entwicklung und den phylogenetischen Spezialisierungen der Kopforgane. Morph. Jahrb. **98** (1957) 77—199.
- Bolk, L.: Vergleichende Untersuchungen an einem Fetus eines Gorillas und eines Schimpanzen. Z. Anat. **81** (1926) 1—89.
- Das Problem der Menschwerdung. Fischer Verlag, Jena 1926.
- Brandes, R.: Über den Kehlkopf des Orang-Utan in verschiedenen Altersstadien mit besonderer Berücksichtigung der Kehlsackfrage. Morph. Jahrb. **69** (1931) 1—61.
- Broman, I.: Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. H. **11** (1899) 509—679.
- Über die Entwicklung der konstanten größeren Nasenhöhleindrüsen der Nagetiere. Z. Anat. **60** (1921).
- Burlet, H. M. de: In M. Weber, „Die Säugetiere I“. Fischer Verlag, Jena 1927.
- Delattre, A.: Les connexions épendymo-craniennes. C. r. Ass. Anat. (1950).
- Du crâne animal au crâne humain. Paris 1951.
- Eloff, F. Ch.: The early development of the skull of *Otomys tropicalis*. Ann. Transv. Museum **21** (1948) 1.
- On the nasal region of the chondrocranium of the Cape Hare, *Lepus capensis*. Ann. Transv. Museum **21** (1950).

- Eloff, F. Ch.: On the relations of the Vomer to the ethmoidal skeleton in certain rodents. *Ann. Transv. Museum* **21** (1950).
- On the organ of Jacobson and the nasal floor cartilages in the chondrocranium of *Galago senegalensis*. *Proc. zool. soc. London* **121** (1951) 651–655.
- On the relations of the human vomer to the anterior paraseptal cartilages. *J. Anat.* **86** (1952).
- On the occurrence of pineal cartilages in the chondrocranium of a mammal. *Linn. Soc. J. Zool.* **42** (1953).
- Fawcett, E.: Description of a reconstruction of the head of a 30 mm human embryo. *J. Anat. Phys.* **44** (1910) 303–311.
- Fiedler, W.: Übersicht über das System der Primates. *Primatologia* **I**, 1–266, Basel–New York 1956.
- Fischer, E.: Zur Vergleichung des Menschen- und Affenschädels in frühen Entwicklungsstadien. *Korrespondenzbl. Deutsch. anthropol. Ges.* (1902).
- Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. *Z. Morph. Anthropol.* **5** (1903) 383–414.
- Demonstration von Modellen zur Vergleichung der Schädelentwicklung von Mensch und Affe mit besonderer Berücksichtigung der Nase. *Verh. Ver. süddeutsch. Laryngol.* 1894–1903. Würzburg 1904.
- Frei, H.: Das Primordialcranium eines Fetus von *Avahis laniger*. *Diss. Auszug Med. Fak. Bern* 1938.
- Frets, G. P.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Ontogenie der Nase der Primaten. I.–III. *Morph. Jahrb.* **44** (1912) 409–463; **45** (1913) 557–726; **48** (1914) 239–279.
- Frick, H.: Zur Morphogenese der Fenestra rotunda. *Verh. Anat. Ges., Marburg* 1952. 194–203.
- Über die Aufteilung des Foramen perilymphaticum in der Ontogenese der Säuger. *Z. Anat.* **116** (1952) 523–551.
- Über die Entwicklung der Schneckenfensternische (Fossula fenestrae rotundae) beim Menschen. *Arch. Ohren- usw. Hlkd.* **162** (1953) 520–534.
- Die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Myotis* Kaup. I–102, Stuttgart 1954.
- Frick, H., u. U. Heckmann: Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels. *Acta Anat.* **24** (1955) 268–314.
- Gaupp, E.: Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. *Anat. H.* **19** (1902) 159–230.
- Die Entwicklung des Kopfskelettes. *Hdb. vergl. exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere* (ed. O. Hertwig) **3**, 2, Fischer Verlag, Jena 1906.
- Zur Entwicklungsgeschichte und vergl. Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*. *Semons zool. Forschungsreise in Australien usw.* **3**. Jena. Denkschriften. d. Med. naturw. Ges. Jena 1908.
- Säugerpterygoid und Echidnapterygoid nebst Bemerkungen über das Säuger-Palatinum und den Processus basipterygoideus. *Anat. H.* **42** (1910) 315–431.
- Das Schläfenbein und seine Darstellung im anatomischen, besonders im osteologischen Unterricht. *Arch. Anat.* (1915) 62–105.

- Haller v. Hallerstein, V. Graf: Kranialnerven. In Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere 2, 2, 541—684, Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien 1934.
- Harms, J. W.: Fortpflanzungsbiologie. Primatologia I. 561—660, Basel-New York 1956.
- Hauschild, R.: Rassenunterschiede zwischen negroiden und europiden Primordialcranien des 3. Fetalmonats. Z. Morph. Anthrop. 36 (1937).
- Henckel, K. O.: Zur Entwicklungsgeschichte des Halbaffenschädels. Z. Morph. Anthrop. 26 (1927) 365—383.
- Das Primordialcranium der Halbaffen und die Abstammung der höheren Primaten. Verh. Anat. Ges. 36, Vers. Kiel 1927. 108—116 (1927).
- Studien über das Primordialcranium und die Stammesgeschichte der Primaten. Morph. Jahrb. 59 (1928) 105—178.
- Das Primordialcranium von *Tupaia* und der Ursprung der Primaten. Z. Anat. 86 (1928) 204—227.
- Hecker, P., et E. Grünwald: Le trou grand rond; étude d'anatomie comparée. Dispositions chez les mammifères supérieurs. (*Prosimiens, Simiens* et espèce humaine). Cpt. rend. Soc. Biol. 94 (1926) 1358—1361.
- Hill, W. C. O.: External Genitalia. Primatologia III, 1. 630—704, Basel-New York 1958.
- Hochstetter, F.: Über die harte Hirnhaut und ihre Fortsätze bei den Säugetieren, nebst Angaben über die Lagebeziehungen der einzelnen Hirnteile dieser Tiere zueinander, zu den Fortsätzen der harten Hirnhaut und zur Schädelkapsel. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math. natw. Kl. 106 (1942) 1—114.
- Hofer, H.: Der Gestaltwandel des Schädels der Säuger und Vögel, nebst Bemerkungen über die Schädelbasis. Verh. Anat. Ges. 50. Vers. Marburg L. 1952.
- Die cranialcerebrale Topographie bei den Affen und ihre Bedeutung für die menschliche Schädelform. Homo 5 (1954) 52—72.
- Über die Falx cerebri der Affen, nebst einigen Bemerkungen über Hirn und Schädel der Primaten. Morph. Jahrb. 94 (1955) 275—334.
- Zur Kenntnis der Kyphosen des Primatenschädels. Verh. Anat. Ges. 54. Vers. Freiburg (Br.) (1957) 54—76.
- Kälin, J.: Die ältesten Menschenreste und ihre stammesgeschichtliche Deutung. Historia mundi I, München 1950.
- Zur Morphogenese des Primatenschädels. Homo 7 (1956).
- Kernan, J. D.: The chondrocranium of a 20 mm human embryo. J. Morph. 27 (1916).
- Kleinschmidt, A.: Die Schlund- und Kehlgorgane des Gorillas „Bobby“ unter besonderer Berücksichtigung der gleichen Organe von Mensch und Orang. Morph. Jahrb. 81 (1938) 78—157.
- Kummer, B.: Untersuchungen über die Entstehung der Schädelbasisform bei Mensch und Primaten. Verh. Anat. Ges. 50. Vers. Marburg L. (1952) 122—126.
- Untersuchungen über die ontogenetische Entwicklung des menschlichen Schädelbasiswinkels. Z. Morph. Anthrop. 43 (1952) 331—360.

- Kummer, B.: Untersuchungen über die Entwicklung der Schädelform des Menschen und einiger Anthropoiden. Abh. ex. Biol. H. **3** (1953) 1–44.
- Zur Frage der Orientierung von Primatenschädeln zum morphologischen Formvergleich. Anthropol. Anz. **20** (1957) 283–290.
- Kummer, B., u. S. Neiß: Das Cranium eines 103 mm langen Embryos des südlichen See-Elefanten (*Mirounga leonina* L.). Morph. Jahrb. **98** (1957) 288–346.
- Legal, E.: Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb. **8** (1883) 353–372.
- Levi, G.: Beitrag zum Studium der Entwicklung des knorpeligen Primordialcraniums des Menschen. Arch. mikr. Anat. **55** (1900).
- Studi anatomici ed embriologici sull'osso occipitale. Arch. ital. Anat. Embriol. **7** (1908).
- Sviluppo dell'occipitale nel feto umano. Monit. zool. Ital. **40** (1929) 30.
- Lewis, W. H.: The cartilaginous skull of a human embryo 21 mm in length. Contrib. Embryol. **9** (1920) 301–324.
- Lindahl, P. E.: Über die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Procavia capensis* Pall. Acta Zool. **29** (1948) 281–376.
- Macklin, C. C.: The skull of a human fetus of 40 mm. Am. J. Anat. **16** (1914) 317–369 und 387–426.
- Preliminary note on the skull of a human fetus of 43 mm greatest length. Anat. Rec. **22** (1921) 251–265.
- The skull of a human fetus of 43 millimeters greatest length. Contrib. Embryol. **10** (48) (1921) 57–103.
- Matthes, E.: Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Sirenen II. Das Primordialcranium von *Halicore dugong*. Z. Anat. **60** (1921) 1–306.
- Neuere Arbeiten über das Primordialcranium der Säugetiere. I. II. Ergeb. Anat. Entw. **23** (1921) 669–912, **24** (1922) 117–234.
- Michelsson, G.: Das Chondrocranium des Igels (*Erinaceus europaeus*). Z. Anat. **65** (1922) 509–543.
- Oboussier, H.: Die Rachendachhypophyse des Hundes. Z. wiss. Zool. **156** (1944) 365–438.
- Pankow, G.: Untersuchungen über die Schädelbasisknickung beim Menschen. Z. menschl. Vererb. Konstl. **29** (1948).
- Peter, K.: Atlas der Entwicklung der Nase und des Gaumens beim Menschen. G. Fischer Verlag, Jena 1913.
- Ramaswami, L. S.: The development of the skull in the slender Loris, *Loris tardigradus lydekkerianus* Cabr. Acta. Zool. **38** (1957) 27–68.
- Rehmke, G.: Die Entwicklung der Knorpel der äußeren Nase. Zit. nach Peter (1913).
- Reinbach, W.: Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasyypus novemcinctus* Linné (*Tatusia novemcincta* Lesson) I. II. Z. Morph. Anthropol. **44** (1952) 375–444, **45** (1952) 1–72.
- Das Cranium eines Embryos des Gürteltieres *Zaedyus minutus* (65 mm SchStlg.) Morph. Jahrb. **95** (1955) 79–141.
- Reinhard, W.: Das Cranium eines 33 mm langen Embryos des Mantelpavian *Papio hamadryas* L. Z. Anat. **120** (1958) 427–455.

- Rickenmann, E.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie, insbesondere des Beckens bei Catarrhinen. *Acta Anat.* **31**, Suppl. 27 (1957) 1–118.
- Roux, G.: The cranial development of certain ethiopian "Insectivores" and its bearing on the mutual affinities of the group. *Acta Zool.* **28** (1947) 165–397.
- Schneider, R.: Zur Entwicklung des Chondrocraniums der Gattung *Bradypus*. *Morph. Jahrb.* **95** (1955) 210–301.
- Schultz, A. H.: Fetal growth of man and other Primates. *Quart. Rev. Biol.* **1** (1926) 465–521.
- Studies on the growth of *Gorilla* and of other higher Primates with special reference to a fetus of *Gorilla*, preserved in the Carnegie Museum. *Mem. Carnegie Mus.* **11** (1927) 1–72.
- The technique of measuring the outer body of human fetuses and of Primates in general. *Contrib. Embryol.* **20**, *Carneg. Inst. Publ. No.* 394 (1929).
- Chimpanzee fetuses. *Am. J. Phys. Anthrop.* **18** (1933) 61–79.
- Growth and development of the Chimpanzee. *Contrib. Embryol.* **28**, *Carnegie Inst. Publ. No.* 518 (1940) 1–63.
- Variability in man and other primates. *Am. J. phys. Anthrop. n. s.* **5** (1947) 1–14.
- The physical distinctions of man. *Proc. Americ. Phil. Soc.* **94** (1950) 428–449.
- The specialisations of man and his place among the Catarrhine Primates. *Cold Spring Harbor Symposia* **15** (1950) 37–53.
- Vergleichende Untersuchungen an einigen menschlichen Spezialisierungen. *Bull. Schweiz. Ges. Anthrop. Ethnol.* **28** (1952) 25–37.
- Postembryonic age changes. *Primatologia I*, 887–964, Basel-New York 1956.
- Past and present views of man's specialisations. *Irish. J. Med. Sci.* **341**–356 (1957).
- Sitt, W.: Zur Morphologie des Primordialcraniums und des Osteocraniums eines Embryos von *Rhinolophus rouxi* von 15 mm Scheitel-Steißlänge. *Morph. Jahrb.* **88** (1943) 268–342.
- Stadtmüller, F.: Krania und Visceralskelett der Säugetiere. In Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. *Handbuch der vergl. Anat. d. Wirbelt.* **4**, Berlin-Wien 1936.
- Starck, D.: Zur Morphologie des Primordialcraniums von *Manis javanica* Desm. *Morph. Jahrb.* **86** (1941) 1–122.
- Ein Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Chiropterencaniums. Das Chondrocranium von *Pteropus semindus*. *Z. Anat.* **112** (1943) 588–633.
- Form und Formbildung der Schädelbasis bei Chiropteren. *Verh. Anat. Ges.* **50**, Vers. Marburg L. (1952) 114–121.
- Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugerschädels. *Z. wiss. Zool.* **157** (1953) 169–219.
- Über die Länge der Nabelschnur bei Säugetieren. *Z. Säugetierkunde* **22** (1957) 77–86.

- Starck, D.: Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere. Hdb. Zoologie 8. Lfg. 22. 1—276, Berlin 1959.
- Crâne des mammifères. Traité de Zoologie, ed. P. Grassé, Masson, Paris (im Druck).
- Starck, D., u. R. Schneider: Larynx. Primatologia III. 2. 423—587, Karger, Basel-New York 1960.
- Sturm, H.: Die Entwicklung des praecerebralen Nasenskeletts beim Schwein (*Sus scrofa domestica*) und beim Rind (*Bos taurus*). Z. wiss. Zool. 149 (1936) 161—220.
- Terry, J. R.: The primordialcranium of the cat. J. Morph. 29 (1917) 281—433.
- Toeplitz, Ch.: Bau und Entwicklung des Knorpelschädels von *Didelphis marsupialis*. Zoologica 27 (1920) 1—84.
- Vallois, H., u. E. Cadenat: The developpement du prémaxillaire chez l'homme. Arch. Biol. 36 (1926) 361—425.
- Virchow, H.: Nasenknorpel des Schimpansen. Z. Ethnol. 46 (1914) 673—678.
- Virchow, R.: Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes im gesunden und krankhaften Zustand. G. Reimer, Berlin 1857.
- Voit, M.: Das Primordialcranium des Kaninchens. Anat. Hefte 38 (1909) 1—192.
- Walzberg, Th.: Über den Bau der Tränenwege der Haussäugetiere und des Menschen. Preisschft. med. Fak. Rostock 1875.
- Wen, I. Ch.: Ontogeny and phylogeny of the nasal cartilages in Primates. Contrib. Embryol. 22 (1930) 109—134.

Prof. Dr. med. Dietrich Starck
Anatomisches Institut
Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Straße 14

**Beitrag zur Morphologie des *M. extensor digitorum profundus* bei manchen fünffingerigen Säugern
(*Felis domestica*, *Canis familiaris*, *Oryctolagus cuniculus*
und *Rattus rattus*)**

Von

A. Kaneff

Mit 7 Abbildungen und 4 Tabellen

(Eingegangen am 12. Juli 1959)

Die neuesten Angaben von Straus (1941) bestätigen die von Brooks (1889), Ribbing (1907) und Howell (1936) (nach Straus) geäußerte Auffassung, daß sich der *M. extensor digitorum profundus* bei den Säugern durch proximale Migration (Verschiebung) des *M. extensor digitorum brevis* der niedrigeren Tetrapoda entwickelt hat.

Der tiefe Fingerstrecker, *M. extensor digitorum profundus*, aus welchem beim Menschen der *M. extensor pollicis longus* und der *M. extensor indicis* hervorgegangen sind, stellt bei vielen niedrigeren Säugern, wie z. B. bei Monotremata, einen einheitlichen Muskel dar. Die von seiner Hauptsehne auf der Handwurzel sich abspaltenden Sehnen setzen an den entsprechenden Sehnen des Fingerstreckers an (Bolk, 1938). Nach Straus (1941) inserieren die abgespaltenen Sehnen bei *Echidna* am ersten bis fünften Finger, während bei manchen Marsupialia und vielen Primaten die Sehnen zum ersten bis vierten Finger gehen. Der Muskel entsendet manchmal auch Sehnenschenkel zum ersten bis dritten Finger (bei *Ornithorhynchus*, *Solenodon*, *Manis*, manchen Marsupialia, Rodentia, Carnivora, vielen Primaten und nach Howell (1936) auch bei *Platypus*). Bei vielen Insektivora, manchen Marsupialia, Rodentia,

Carnivora und einigen Primaten wird dieser Muskel reduziert und versorgt mit Sehnen nur den ersten und zweiten Finger. Bei anderen Tieren (*Orycteropus*, *Echidna*, *Ateles*) fehlt die Sehne für den ersten Finger und dann versorgt er nur den zweiten bis vierten Finger.

Aus der kurzen Übersicht der zugänglichen Literatur ist zu ersehen, daß der tiefe Fingerstrecker je nach verschiedenen funktionellen Differentiationen der vorderen Extremitäten der entsprechenden Säugetierarten eine große Vielfältigkeit in bezug auf seine Form zeigt. Es ist klar, daß seine ulnaren Teile (die für den dritten und vierten Finger) am meisten einer Reduktion unterworfen sind, während die Sehne für den ersten Finger viel seltener fehlt. Die höhere Differentiation des *M. extensor digitorum profundus* zeigt sich durch die Ausbildung selbständiger Muskelbäuche, dessen Sehnen sich, wie Straus richtig bemerkt, ulnar von der Sehne des Fingerstreckers am entsprechenden Finger ansetzen.

Nach Bolk existiert bei Rodentia von den Teilen des tiefen Fingerstreckers nur der *M. extensor indicis*. Selten gibt er eine Sehne zum ersten Finger ab. Ein ähnlicher Befund wird von demselben Autor auch bei Carnivora (Hund) erhoben.

Ellenberger-Baum, Baum-Zietzschmann, Martin, Petkoff, Klimoff u. a. beschreiben beim Hund einen einheitlichen Muskel mit zwei Sehnenschenkeln für den ersten und zweiten Finger (*M. extensor communis pollicis et indicis*). Nach Baum-Zietzschmann wird oft auch ein Sehnenschenkel für den dritten Finger festgestellt, während in einigen Fällen der Muskel in zwei Muskelbäuche geteilt ist.

Der tiefe Fingerstrecker zeigt bei der Katze eine ziemlich große Vielfältigkeit. Nach Ellenberger-Baum, Martin, Klimoff, Petkoff hat die sich auf dem Grunde der Mittelhand spaltende einheitliche Sehne des Muskels drei Sehnenschenkel: der eine setzt am ersten Finger an, während die anderen zwei zum zweiten Finger und zum zweiten Mittelhandknochen gehen. Mivart (nach Scharlau) hat einen einheitlichen Muskel mit Sehnen nur für den ersten und zweiten Finger beobachtet. Nach Zimmerl (nach Kadanoff) besitzt die vordere Extremität der Katze zwei gut ausgebildete Streckmuskeln für den ersten und zweiten Finger. Nach Kovács gibt der selbständige *M. extensor pollicis longus* einen Sehnenschenkel zum zweiten Mittelhandknochen ab.

Die von mir angeführten Literaturangaben in bezug auf die Morphologie des tiefen Fingerstreckers und seiner Teile sind nicht eindeutig und stehen in mancher Hinsicht in Widerspruch miteinander. Dieser Umstand rechtfertigt die von mir an je fünfzig vorderen Extremitäten von weißen Ratten, Kaninchen, Hunden und Katzen durchgeführte systematische Untersuchung des tiefen Fingerstreckers zwecks Feststellung der Ausbildung und Variabilität seiner Teile.

Alle Präparate habe ich in drei Typen eingeteilt. Der 1. Typ wird dadurch charakterisiert, daß weder die Sehne noch der Muskelbauch eine Spaltung aufweisen, während beim 2. Typ nur die Sehne eine Spaltung zeigt. Je nach der Ansatzstelle der abgespaltenen Sehnenstreifen werden in diesem Typ drei Gruppen unterschieden. Zu der Gruppe A gehören diejenigen Präparate, bei denen der abgespaltene Sehnenchenkel an demselben Finger ansetzt, wo auch die Hauptsehne inseriert, während bei der Gruppe B der abgespaltene Sehnenstreifen zum benachbarten radialen Finger geht. Zur Gruppe C werden jene Präparate gerechnet, bei welchen der abgespaltene Sehnenchenkel zum benachbarten ulnaren Finger zieht. Der 3. Typ zeichnet sich dadurch aus, daß die Sehne und der Muskelbauch gespalten sind. Hier können dieselben aufgeführten Gruppen vorkommen.

Eigene Untersuchungen

A. Vordere Extremitäten von erwachsenen weißen Ratten (*Rattus rattus*)

a) Der lange Daumenstrecker (*M. extensor pollicis longus*) fehlte bei allen untersuchten weißen Ratten.

b) Der ulnar vom *M. abduktor pollicis longus* (*M. supinator manus*) gelegene Zeigefingerstrecker (*M. extensor indicis*) beginnt von den proximalen $\frac{2}{3}$ der Elle; seine Sehne liegt in einem gemeinsamen Fach mit den Sehnen des Fingerstreckers (*M. extensor digitorum*). Zum 1. Typ gehören 78 % der Fälle. Bei diesen Präparaten verschmilzt die Sehne des Zeigefingerstreckers am Köpfchen des zweiten Mittelhandknochens mit der Sehne für den zweiten Finger des Fingerstreckers. Die übrigbleibenden 22 % der Präparate sind vom 2. Typ, und zwar setzt in 16 % der Fälle der im osteofibrösen Kanal abgespaltene Sehnenchenkel an der Kapsel der art. metacarpophalangea 3. an — Gruppe C, während die übrigen 6 % der Präparate der Gruppe A zugehören. Ich habe kein einziges Präparat vom 3. Typ festgestellt.

B. Vordere Extremitäten von erwachsenen Kaninchen (*Orietolagus cuniculus*)

a) Der gut ausgebildete *M. extensor pollicis longus* wird in 76% der untersuchten Kaninchen festgestellt und ist vom 1. Typ (Abb. 1). Sein schlanker, von der hinteren Fläche der Elle ungefähr an der Grenze des mittleren und proximalen Drittels beginnender Muskelbauch ist vom *M. extensor digitorum* und *M. extensor digitorum lateralis* bedeckt. Seine mit der Sehne des Fingerstreckers durch ein gemeinsames Fach des *retinaculum extensorum* hindurchtretende Sehne setzt an der Phalanx distalis des ersten Fingers an. In annähernd $\frac{1}{3}$ der Fälle des 1. Typs (Abb. 2) ist auf dem

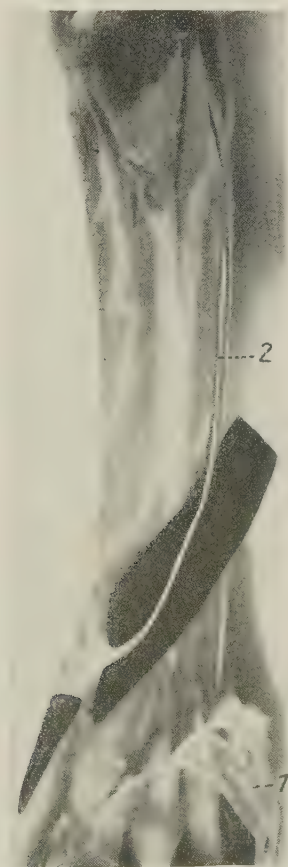


Abb. 1. Linke vordere Extremität eines Kaninchens. Der Fingerstrecker (1) ist durchgeschnitten und distalwärts umgeklappt. Es ist nur der *M. extensor pollicis longus* vorhanden (2).



Abb. 2. Rechte vordere Extremität eines Kaninchens. Der Pfeil zeigt auf eine dreieckige Ausbreitung, mittels welcher die Sehne des *M. extensor communis pollicis et indicis* am ersten und zweiten Finger ansetzt.

Handrücken die Sehne mit einer dreieckigen, fascienähnlichen Platte verwachsen, deren radialer Rand am Rücken des zweiten Mittelhandknochens ansetzt und sich beim Köpfchen desselben Knochens mit der Sehne für den zweiten Finger des Fingerstreckers vereinigt.

b) *M. extensor indicis* fehlt immer.

c) *M. extensor communis pollicis et indicis* wird in 24 % der Fälle beobachtet (Abb. 3). Die gemeinsame Sehne wird in dem osteofibrösen Kanal oder distaler in zwei Sehnen geteilt. Die Sehnen-schenkel für den zweiten Finger setzen in $\frac{2}{3}$ der Fälle an der Dor-



Abb. 3. Linke vordere Extremität eines Kaninchens. Man sieht einen gut ausgebildeten *M. extensor communis pollicis et indicis*, dessen Sehne durch eine Nadel etwas gehoben ist.

salaponeurose des zweiten Fingers, radial von der Sehne des *M. extensor digitorum* für den zweiten Finger, an, während er in den übrigen Präparaten (Abb. 4) mit der Sehne des Fingerstreckers selbst verwächst.

C. Vordere Extremitäten von erwachsenen Hunden (*Canis familiaris*)

a) *M. extensor pollicis longus* fehlt immer.

b) Ein selbständiger, gut ausgebildeter *M. extensor indicis* wird nur in 2% der Fälle festgestellt. Auf dem Rücken der Mittelhand tritt seine Sehne durch den ulnaren Rand einer dreieckigen, den

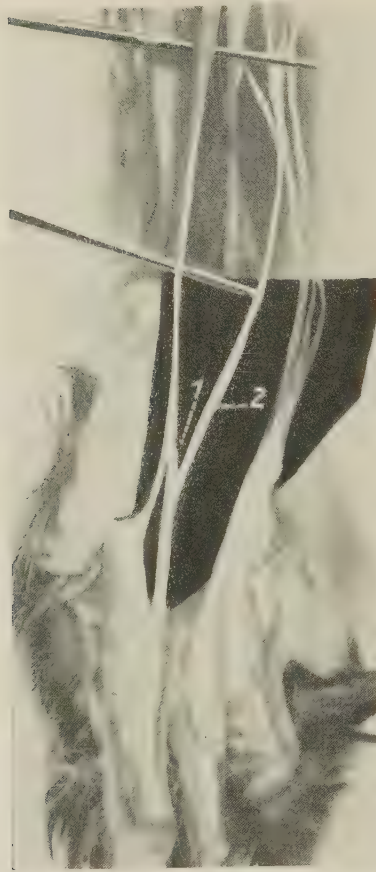


Abb. 4. Linke vordere Extremität eines Kaninchens. Der Sehnenschenkel des *M. extensor communis pollicis et indicis* für den zweiten Finger (1) vereinigt sich mit der Sehne für den zweiten Finger des Fingerstreckers (2).

1. Mittelhandknochen umfassenden fascienähnlichen Ausbreitung hindurch.

c) In allen übrigen Präparaten (98 %) existiert nur der *M. extensor communis pollicis et indicis* (Abb. 5). Der Ursprung seines Muskelbauches unterscheidet sich nicht wesentlich von dem desselben Muskels des Kaninchens. In 60 % der Fälle ist der *M. extensor communis pollicis et indicis* vom 1. Typ. Seine auf dem Rücken der Mittelhand an einer dreieckigen, fascienähnlichen, radial den 1. Mittelhandknochen umfassenden und ulnar mit der Sehne für den zweiten Finger des Fingerstreckers verwachsenden Ausbreitung



Abb. 5. Rechte vordere Extremität eines Hundes. Der Pfeil zeigt auf die dreieckige Verbreitung der Sehne des *M. extensor communis pollicis et indicis*.

ansetzende einheitliche Sehne entsendet keine Faserbündel (auch mit der Lupe beobachtet) zum ersten und zweiten Finger.

Die übrigen 38 % der Fälle gehören dem 2. Typ an. Ungefähr in der Höhe der Basen der Mittelhandknochen teilt sich die Sehne des *M. extensor communis pollicis et indicis* gewöhnlich in zwei gleiche Teile (20 %). Jeder Teil setzt durch die dreieckige, fascienähnliche Ausbreitung am entsprechenden Finger an. Seltener (12 % der Fälle) ist der Teil für den zweiten Finger dicker als der für den ersten Finger, und nur in 6 % der Fälle ist das Verhältnis umgekehrt.

Es kommen keine Präparate vom 3. Typ vor.

D. Vordere Extremitäten von erwachsenen Katzen (*Felis domestica*)

a) *M. extensor pollicis longus* fehlt in 4 % der Präparate und kommt als gut ausgebildeter Muskel in 84 % der Fälle vor. Er liegt dorsal vom *M. abductor pollicis longus* und entspringt von der dorsalen Fläche des proximalen Drittels der Elle. Seine, in einem selbständigen Kanal des *retinaculum extensorum* hindurchtretende, gut differenzierte Sehne setzt wie folgt an: an der Phalanx distalis des ersten Fingers (46 % der Fälle) oder — durch die auf dem Rücken der Mittelhand entstehende fascienähnliche dreieckige Ausbreitung — gleichzeitig an der dorsalen Fläche des ganzen zweiten Mittelhandknochens und an der distalen Phalanx des ersten Fingers (38 %). Man muß dabei erwähnen, daß fast in der Hälfte der obigen 84 % der Fälle die Muskelbäuche der beiden extensoren (langen Daumenstrecker und Zeigefingerstrecker) in verschiedenem Grade verwachsen sind.

Zum 1. Typ gehören 66 % der Fälle, die vollständig der eben gegebenen Beschreibung entsprechen. Zum 2. Typ können 10 % von den untersuchten Extremitäten gerechnet werden. Der in verschiedener Höhe des Vorderarmes und der Handwurzel sich abspaltende, gut ausgebildete Schnenschenkel enthält einen wechselnden Teil des Faserbestandes der Hauptsehne des *M. extensor pollicis longus* und inseriert am Rücken des zweiten Mittelhandknochens mittels einer dreieckigen fascienähnlichen Ausbreitung an oder vereinigt sich mit der Sehne des *M. extensor indicis*. Alle Präparate dieses Typs gehören also zur Gruppe C. Mit anderen Worten: In den Präparaten dieses Typs existiert ein *M. extensor communis pollicis et indicis* gleichzeitig mit einem *M. extensor indicis*. Dem 3. Typ sind die übrigen 8 % der Präparate des *M. extensor pollicis longus* zuzurechnen. Bei diesen Extremitäten spaltet sich aus dem ulnaren Teil des *M. extensor pollicis longus* ein dünner Muskelbauch ab. Seine schlanke, doch gut ausgebildete Sehne liegt mit der Hauptsehne des Muskels in einem gemeinsamen Fach des *retinaculum extensorum*. Nach Verlassen dieses osteofibrösen Kanals setzt sich gewöhnlich diese Sehne in ein zwischen dem ersten Mittelhandknochen und dem radialen Rand der Sehne des Zeigefingerstreckers ausgebreitetes, dreieckiges fascienähnliches Gebilde fort. Dieser zusätzliche kleine Muskel ist dem *M. extensor communis pollicis et indicis*, wie er beim Hund normal vorkommt, sehr ähnlich.

b) *M. extensor indicis* kommt als gut entwickelter Muskel mit einer gut ausgebildeten Sehne in 88 % der Fälle vor. In 52 % der

untersuchten Präparate ist sein Muskelbauch ganz selbständig, und der Muskel ist nur ein Nachbar des langen Daumenstreckers. Beide Muskelbäuche sind in 36 % der Fälle in verschiedenem Grade verwachsen. Seine immer in einem gemeinsamen Fach mit der Sehne des Fingerstreckers liegende Sehne inseriert an der Dorsalaponeurose des zweiten Fingers, ulnar von der Sehne des *M. extensor digitorum* für denselben Finger.

Zum 1. Typ gehören 78 % der untersuchten Extremitäten, während dem 2. Typ 6 % der Präparate zuzurechnen sind. In 4 % der Fälle erreicht die Sehne nicht den zweiten Finger selbst, sondern



Abb. 6. Rechter Unterarm einer Katze. Der Fingerstrecke und *M. extensor carpi ulnaris* sind entfernt. Man sieht den gut differenzierten *M. extensor pollicis longus* (1) und den vom *M. extensor indicis* (2) abgespaltenen *M. extensor communis pollicis et indicis* (3).

findet einen Ansatz am zweiten und dritten Mittelhandknochen mittels je einer dreieckigen durchsichtigen Ausbreitung. Das sind dieselben Präparate, bei welchen der *M. extensor pollicis longus* fehlt. Die übrigen 2% der Präparate gehören der Gruppe A an. Vom 3. Typ sind 4% der Extremitäten (Abb. 6), bei welchem der, vom radialen Teil des Zeigefingerstreckers abgespaltene dünne zusätzliche Muskelbauch durch ein gemeinsames Fach mit der Sehne des *M. extensor pollicis longus* hindurchtretende Sehne besitzt; letztere erreicht die Hälfte der Dicke der Sehne des *M. extensor indicis* selbst. Nachdem sie den osteofibrösen Kanal verlassen hat,

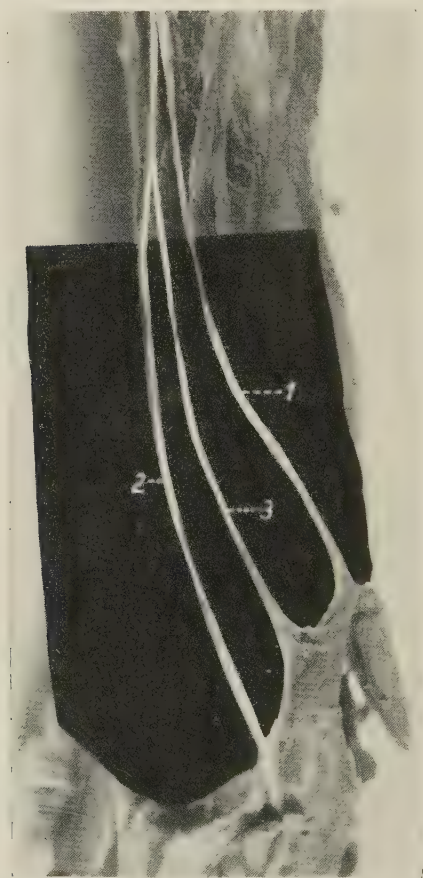


Abb. 7. Die Pfote derselben vorderen Extremitäten wie in Abb. 6. Man sieht die Sehnen des *M. extensor pollicis longus* (1) und des *M. extensor indicis* (2). Zwischen den beiden ist die Sehne der in Abb. 6. gezeigten *M. extensor communis pollicis et indicis* gelegen (3)

setzt sie sich (Abb. 7) an einer dreieckigen, fascienähnlichen, zwischen erstem und zweitem Mittelhandknochen ausgedehnten Ausbreitung an (wie es beim Hund die Regel ist).

c) In 12 % der Fälle existiert bei der Katze nur ein gut ausgebildeter *M. extensor communis pollicis et indicis*. Wie beim Hund sind hier keine selbständigen *M. extensor pollicis longus* et *extensor indicis* vorhanden. Die Sehnenschenkel des gemeinsamen Daumen- und Zeigefingerstreckers für den entsprechenden Finger sind immer gut entwickelt und gesondert. Zwischen ihnen kommt fast nie eine fascienähnliche Ausbreitung vor.

Besprechung der Befunde

Aus dem Vergleich der Ergebnisse meiner Untersuchung (Tabelle 1) ist zu ersehen, daß bei den untersuchten Säugern der *M. extensor communis pollicis et indicis* am häufigsten vorkommt. Er fehlt

Tabelle 1 Differentiation des *M. extensor digitorum profundus* bei den untersuchten Säugern

	Weiß Ratte	Kaninchen	Hund	Katze
<i>M. extensor pollicis longus</i>	—	76 %	—	84 %
<i>M. extensor indicis</i>	100 %	—	2 %	88 %
<i>M. extensor communis pollicis et indicis</i>	—	24 %	98 %	12 %

immer bei den weißen Ratten, während er bei den Hunden am häufigsten existiert (98 % der Fälle). Ich muß gleich jetzt hervorheben, daß in allen diesen Präparaten der *M. extensor pollicis longus* und *M. extensor indicis* vollständig fehlen. Das ist auch aus den Werten des Vorkommens der übrigen untersuchten Muskeln zu ersehen. Da z. B. der *M. extensor communis pollicis et indicis* bei der Katze in 12 % vorkommt, so wird ein selbständiger Zeigefingerstrecker in den übrigen 88 % der Fälle gefunden. Gleichzeitig wird ein *M. extensor pollicis longus* in annähernd gleicher Zahl von Fällen (84 %) festgestellt, während er in 4 % der Fälle fehlt und dann nur ein *M. extensor indicis* existiert. Beim Kaninchen ist entweder nur der *M. extensor communis pollicis et indicis* (24 % der

untersuchten Präparate) oder nur der *M. extensor pollicis longus* (76 % der Extremitäten) vorhanden. Der gemeinsame Strecker des Daumens und Zeigefingers ist bei den untersuchten Säugerarten in verschiedenem Grade differenziert und entwickelt (Tabelle 2). Er

Tabelle 2 *M. extensor communis pollicis et indicis* bei den untersuchten Säugern

	Der Muskel kommt vor in	Der Muskel setzt nur mittels einer dreieckigen fascienähnlichen Ausbreitung an in	Der Muskel hat eine differenzierte Sehne vorwiegend zum ersten Finger in	Der Muskel hat eine differenzierte Sehne vorwiegend zum zweiten Finger in	Der Muskel hat zwei fast gleiche Sehnenschenkel für den ersten und zweiten Finger in
Weißer Ratte	—	—	—	—	—
Kaninchen	24 %	—	24 %	—	—
Hund	98 %	60 %	6 %	12 %	20 %
Katze	12 %	—	—	—	12 %

kann auch in einer Form auftreten, die für die Streckwirkung auf den ersten und zweiten Finger nicht geeignet ist. Das ist der Fall, wenn seine schwache Sehne an einer fast dreieckigen, fascienähnlichen, durchsichtigen Ausbreitung haftet und eher eine gemeinsame Streckung der Hand und der beiden radialen Finger als eine gut abgestufte, selbständige Streckung des entsprechenden Fingers sichern kann. Diese, beim Hund in 60 % der Fälle vorkommende Form (Tabelle 2) wird bei der Katze als Varietät (und was sehr wichtig ist) bei gleichzeitigem Vorhandensein der selbständigen *Mm. extensor pollicis longus* und *extensor indicis* angetroffen (Tabelle 3, Typ 3, Gruppe C, und Tabelle 4, Typ 3, Gruppe B s., auch Abb. 7). Außerdem ist aus der Tabelle 2 zu ersehen, daß der *M. extensor communis pollicis et indicis* einen in verschiedenem Maße differenzierten und verschieden dicken Sehnenschenkel nach dem ersten und dem zweiten Finger entsenden kann, zwischen welchen sich eine verschieden derbe Fascie ausbreitet (besonders beim Hund). Bei der Katze sind beide Sehnenschenkel gewöhnlich gut differenziert, ohne daß zwischen ihnen eine derbe Fascie existiert (12 %). Die Fälle, bei welchen der Sehnenschenkel des *M. extensor communis pollicis et indicis* für den zweiten Finger sich mit der Sehne des *M. extensor digitorum* für den zweiten Finger vereinigt,

Tabelle 3 *M. extensor pollicis longus* bei den untersuchten Säugern

Weißer Ratte	Kaninchen				Hund	Katze			
Der Muskel fehlt	Typ	Gruppe			Der Muskel fehlt	Typ	Gruppe		
		A	B	C			A	B	C
	I 76 %	—	—	—		I 66 %	—	—	—
	II —	—	—	—		II 10 %	—	—	10
	III —	—	—	—		III 8 %	—	—	8

 Tabelle 4 *M. extensor indicis* bei den untersuchten Säugern

Weiße Ratte				Kanin- chen	Hund			Katze					
Typ	Gruppe				Typ	Gruppe			Typ	Gruppe			
	A	B	C			A	B	C		A	B	C	
I 78 %	—	—	—		Der Muskel fehlt immer	I 2 %	—	—	—	I 78 %	—	—	—
II 22 %	6 %	—	16 %			II —	—	—	—	II 6 %	2 %	—	4 %
III —	—	—	—	III —		—	—	—	III 4 %	—	4 %	—	

können als näher dem primitiveren Zustand stehend aufgefaßt werden. Sie kommen öfters beim Kaninchen und bei der Ratte vor.

Der nur beim Kaninchen und bei der Katze selbständige *M. extensor pollicis longus* (Tabelle 1) zeigt bei letzterer eine große Vielfältigkeit. Aus der Tabelle 3 ist zu ersehen, daß bei der Katze dieser Muskel von allen drei Typen sein kann, während er beim Kaninchen in allen Präparaten (76 %) zum 1. Typ gehört. Bei 10 % der untersuchten Katzenextremitäten hat der lange Daumenstrecker einen verschieden gut differenzierten Sehnenschenkel zum zweiten Finger (2. Typ, Gruppe C). Mit anderen Worten findet sich in diesen Fällen gleichzeitig mit einem gut ausgebildeten *M. extensor indicis* auch ein *M. extensor communis pollicis et indicis*, dessen Sehne für den zweiten Finger verschieden gut differenziert ist. Die Sehne für den zweiten Finger des Muskels ist in bezug auf Dicke und Ansatz starken Schwankungen unterworfen. Es ist besonders hervorzuheben, daß bei der Katze in 12 % der Fälle der schwächer entwickelte, zusätzliche *M. extensor communis pollicis et indicis* gleichzeitig mit der normalen *M. extensor pollicis longus* und *M.*

extensor indicis vorkommt (Tabelle 3, 3. Typ, Gruppe C, und Tabelle 4, 3. Typ, Gruppe B).

Ein gut ausgebildeter, selbständiger *M. extensor indicis* wird bei den untersuchten weißen Ratten, Katzen und außerordentlich selten (nur in 2 % der Fälle, Tabelle 4) bei den Hunden vorgefunden. Aus der Tabelle 4 ist zu ersehen, daß dieser Muskel auch bei der Katze eine große Vielgestaltigkeit zeigt. Der kleine, schlanke, gut differenzierte, vom radialen Teil des Zeigefingerstreckers abgespaltene „zusätzliche“ *M. extensor communis pollicis et indicis* (3. Typ, Gruppe B, 4 %) kommt zusammen mit dem gut ausgebildeten *M. extensor pollicis longus* und *M. extensor indicis* vor. Die Sehne dieses „zusätzlichen“ Muskels inseriert mittels einer dreieckigen fascienähnlichen Ausbreitung, wie das beim Hund die Regel ist, am ersten und zweiten Finger. Verhältnismäßig selten ist ein Teil des *M. extensor digitorum profundus* für den dritten Finger als ein gewöhnlich am Rücken des dritten Mittelhandknochens ansetzender Sehnenschenkel erhalten geblieben (2. Typ, Gruppe C, 16 % bei den weißen Ratten und 4 % bei den Katzen). In letzteren Fällen haben offensichtlich diese Teile des *M. extensor digitorum profundus* mehr die funktionelle Bedeutung als Strecker in den Handwurzelgelenken, als Strecker der Gelenke des entsprechenden Fingers.

Schlußfolgerungen

Meine, an vorderen Extremitäten von weißen Ratten, Kaninchen, Hunden und Katzen durchgeführten Untersuchungen zeigen, daß der *M. extensor digitorum profundus* eine erhebliche Reduktion, und zwar vorwiegend seiner ulnaren Teile, aufweist. Seltener wird auch der radialste Teil reduziert. In diesem Fall, wie z. B. bei den weißen Ratten und einmal beim Hund, ist nur ein mehr oder weniger gut ausgebildeter *M. extensor indicis* vorhanden. Umgekehrt, wie das beim Kaninchen der Fall ist, kann nur der radialste Teil als ein *M. extensor pollicis longus* bestehenbleiben. Beim Hund kommen die für den ersten und zweiten Finger vorhandenen Teile des *M. extensor digitorum profundus* als ein schwach differenzierter *M. extensor communis pollicis et indicis* und niemals als zwei selbständige Muskeln für diese Finger vor. Dieser Zustand entspricht übrigens völlig den geringen funktionellen Bedürfnissen und den Bewegungsmöglichkeiten der Finger der Vorderpfoten des Hundes.

Am häufigsten sind die Sehnen an ihrer Ansatzstelle auf die Weise differenziert, daß sie durch die dreieckigen, fascienähnlichen

Ausbreitungen und ihren Ansatz an den Mittelhandknochen oder teilweise an den entsprechenden Sehnen des Fingerstreckers hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, auf die Handwurzelgelenke und nicht auf die Gelenke des entsprechenden Fingers wirken.

Die viel besser differenzierten radialen Teile des tiefen Fingerstreckers bei der Katze bilden hier sehr oft selbständige Muskel für den ersten und zweiten Finger (*M. extensor pollicis longus* et *M. extensor indicis*). Der weniger differenzierte *M. extensor communis pollicis et indicis* wird nur in 12 % der Fälle vorgefunden.

Ich habe das Vorhandensein des gemeinsamen Streckers des Daumens und Zeigefingers zusammen mit einem gut differenzierten *M. extensor indicis* in 10 % der Fälle festgestellt.

Der von mir in 12 % der Fälle als Varietät, gleichzeitig mit einem *M. extensor pollicis longus* und *M. extensor indicis* existierende *M. extensor communis pollicis et indicis* ist sehr schlank und schwach. In der mir zugänglichen Literatur habe ich keine Beschreibung einer solchen Varietät gefunden.

Die große Vielfältigkeit der Formen der untersuchten Muskeln erklärt die in den Arbeiten der verschiedenen Autoren vermerkten Unterschiede.

Institut d'anatomie humain de l'academie médecine Sofia
(Directeur: Prof. dr. D. Kadanoff)

**Apport à la question des formes du muscles extenseur
profond des doigts (*m. extensor digitorum profundus*)
des membres antérieurs chez quelques mammifères
à cinq doigts (*Felis domestica*, *Canis familiaris*,
Orietolagus cuniculus et *Rattus rattus*)**

par

A. Kaneff, assistant

(Résumé)

En étudiant la littérature accessible l'auteur a établi des différences dans la description de quelques parties de l'extenseur profond des doigts (le long extenseur du pouce et l'extenseur de l'index ou bien l'extenseur commun du pouce et de l'index) chez les ron-

geurs, le chien et le chat. Ce sont ces différences qui l'ont fait étudier en détail 50 membres antérieurs de chacun des animaux suivants: rats blancs, lapins, chiens et chats. Dans ces recherches l'auteur a établi, que chez les rats blancs le muscle extenseur profond des doigts a subi une réduction considérable et il n'en est resté que le muscle extenseur de l'index, tandis que chez les lapins l'auteur a établi que le muscle extenseur long du pouce n'est conservé que dans 76 % des cas et dans 24 % des cas il n'existe que le muscle extenseur commun du pouce et de l'index. La dernière formation musculaire existe dans 98 % des cas tandis que le muscle extenseur de l'index se rencontre tout seul très rarement (2 % des cas). Chez tous les animaux cités ci dessus, les parts du muscle extenseur profond des doigts s'attachent très souvent par une lame triangulaire transparente, pareille à une fascia aux os metacarpiens correspondants, ou bien elles se soudent avec les tendons correspondants du muscle commun des doigts. L'auteur pense, que dans ces cas le muscle extenseur profond des doigts est formé plutôt comme un extenseur de l'articulation du poignet que comme un muscle extenseur des doigts.

De tous les mammifères, étudiés par l'auteur, le muscle extenseur profond des doigts le mieux est formé chez le chat. Dans 84 % des cas on a établi le muscle extenseur long du pouce et le muscle extenseur de l'index indépendants et bien formés. Le muscle extenseur de l'index existe seul dans 4 % des cas.

L'auteur a établi, que le muscle commun du pouce et de l'index, qui représente l'expression morphologique d'une différenciation fonctionnelle plus médiocre des doigts, se rencontre seul dans 12 % des cas. Ce même muscle existe simultanément avec un muscle extenseur de l'index bien formé dans 10 % des cas.

L'auteur a aussi établi, que dans 12 % des cas muscle extenseur commun du pouce et de l'index existe comme une variété avec un muscle extenseur long du pouce et un muscle extenseur de l'index bien formés. L'auteur n'a pas rencontré description de la dernière variété musculaire dans la littérature accessible.

Schrifttum

- Baum-Zietzschmann: Anatomie des Hundes. Paul Parey Verlag, Berlin 1936.
Bolk, L., u. a.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere 5. Urban-Schwarzenberg Verlag, Berlin-Wien 1938.

- Bronn, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreiches 4, 5. Abt. Säugtiere. Wintersche Verlagshandlung, Leipzig 1874—1900.
- Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Springer Verlag, Berlin 1943.
- Howell, B. A.: The musculature of antebrachium and manus in the *Platypus*. *American journal of anatomy* 5 (1936) 59.
- Klimoff, B. F.: *Anatomia domaschnich jivotnich*, Tom I, gosudarstvenoe izdatelstwo selskohozjaistwenoi literaturi, Moskwa 1950.
- Kovacs, Joz.: Die Skelettmuskeln der Katze (*Felis domestica* Briss). Anatomisches Institut der kgl. Ung. Tierärztlichen Hochschule in Budapest. Auszug aus der Inauguraldissertation, Budapest, „Patria“ Irodalmi valalat es nyomdai resvenytarsag (1933).
- Martin, P.: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Von Schiskhardt & Ebner Verlag, Stuttgart 1923.
- Straus, W. L.: The filogeny of the human forearm extensor. *Hum. biol.* 44 (1941).

Dr. Aristotel Kaneff
Anatomisches Institut
Sofia (Bulgarien)
Ul. „Georgi Sofijski“ I

Die Anordnung der Gefäße in der Cervix uteri des Menschen

Von

W. Lierse

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 26. Juli 1959)

Einleitung

Die Gefäßversorgung des Uterus wird an Hand von Injektions- und Korrosionspräparaten (Hyrtl, 1873; Freund, 1904) wie folgt angegeben: 9–14 Ringarterien umlaufen zwingenartig das gleichnamige Genitalrohr, die ehemaligen Müllerschen Gänge. Aus den Ringgefäßen entspringen an der Subserosa-Muskularis-Grenze der Uteruswand Radiäräste I. Ordnung, die sich an der Grenze des inneren zum mittleren Drittel der Wand in Radiäräste II. Ordnung aufteilen. Aus den Radiärästen II. Ordnung gehen schließlich zur Versorgung der Schleimhaut Mucosaäste hervor. Die Anordnung der Mukosaäste ändert sich während des menstruellen Zyklus (Daron, 1932, 1936, 1937; Barthelemez, 1931, 1933, 1956, 1957). Diese Untersuchungen wurden am Menschen und am Rhesusaffen durchgeführt, seitdem Corner (1923) die Gleichheit beider Zyklen beschrieb. Die Gefäße liegen im Uterus zwischen geordneten Faserbündeln, so daß sie das Negativ der Faserarchitektur darstellen. Im Korpus uteri sind die Fasern als spiegelbildliche Spiralsysteme angeordnet (Goerttler, 1930). In der Cervix wird die Faseranordnung unübersichtlicher und weicht von der des Korpus ab, da in sie aus verschiedenen Richtungen Faserbündel einstrahlen, die als Bandapparat zusammengefaßt werden. Es ergibt sich daher die Frage, ob die Anordnung der Gefäße ebenso wie die der Fasern in Hals und Körper der Gebärmutter verschieden ist. In den Lehr- und Handbüchern finden sich hierüber keine Angaben. Der Verlauf

der Arterien wird für Hals und Körper des Uterus gleichsinnig beschrieben. Die Venen bilden einen besonders in der Cervix hervortretenden regellosen Plexus. Trotz dieser Lücke in der Beschreibung der Gefäßanordnung der Cervix werden den Gefäßen, besonders den Venen, weitreichende funktionelle Bedeutungen zugeschrieben. Im gynäkologischen Schrifttum werden die Venen als Quelle des Geburtsoedems angesehen. Pathologische Veränderungen bewirken Zustandsbilder, die als „Zervixkrankheit“ zusammengefaßt werden (Hegar und Kaltenbach, 1886; Runge, 1924; Kehrer, E., 1929; Tayler, 1949, 1951; Runge und Riehm, 1952; Hillemans und v. Lintig, 1959). Der cervikale Venenplexus besitzt nicht nur eine Bedeutung für das Zustandekommen des Geburtsoedems, sondern er trägt auch mit dazu bei, daß der Fruchthalter während der Schwangerschaft verschlossen bleibt. Unter der Geburt werden die Venen ausgepreßt, so daß die Eröffnung der Cervix beginnen kann (Stieve, 1927, 1928). Goerttler (1931) hebt hervor, daß während der Eröffnung die Venen ausgepreßt, aber auch wieder gefüllt werden. Der Wechsel von Füllung und Entleerung der Venen ist die Voraussetzung für das Geburtsoedem und für Faserumstellungen. Die anschließende Befundbeschreibung ist das Ergebnis folgender Fragestellung:

1. Wie ist die Anordnung der Arterien in der Cervix uteri, und wie unterscheidet sie sich von der des Korpus?
2. Wie verlaufen die Venen?
3. Welche Besonderheiten zeigt die Anordnung der Venen in der Cervix, die den Verschuß des Fruchthalters und die Einleitung der Geburt ermöglichen?

Material und Methodik

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an 50 nicht pathologisch veränderten Uteri durchgeführt, die durch Operation oder durch Sektion gewonnen waren. Unter dem Material befanden sich Uteri Neugeborener, erwachsener Frauen mit und ohne vorangegangener Geburt und Gebärmütter von Greisinnen. Es wurde eine große Streuung des Materials gewählt, um nicht durch Zufälligkeiten irritiert zu werden. Ein Vergleich der Befunde in den einzelnen Altersgruppen wurde jedoch nicht durchgeführt. Nach der Entnahme blieb das Material mehrere Tage liegen, um die nachfolgende Injektion zu erleichtern. Bei der Injektion hielt ich mich an die

Angaben von Spanner. Injektionsmasse: Tusche oder Gelatine. Anschließend Fixierung in wäbrigem Formol 1:10. Danach Aufhellung in einem Gemisch von Wintergrünöl und Benzylbenzoat nach Spalteholz. Das Mischungsverhältnis beider Substanzen war von Präparat zu Präparat verschieden, da die Gewebsdichte der Cervices in den Altersgruppen verschieden war. Injiziert wurde der ganze Uterus, zur Untersuchung gelangte die Cervix und ein Teil des angrenzenden Korpus. Die injizierten und aufgehellten Cervices wurden mit der Stereolupe (Zeiß) bei 6–40facher Vergrößerung als Totalpräparate betrachtet. Zur Mikrophotographie wurden die Cervices in mehrere Millimeter dicke Scheiben zerlegt, um die Übersichtlichkeit der Aufnahmen zu vergrößern.

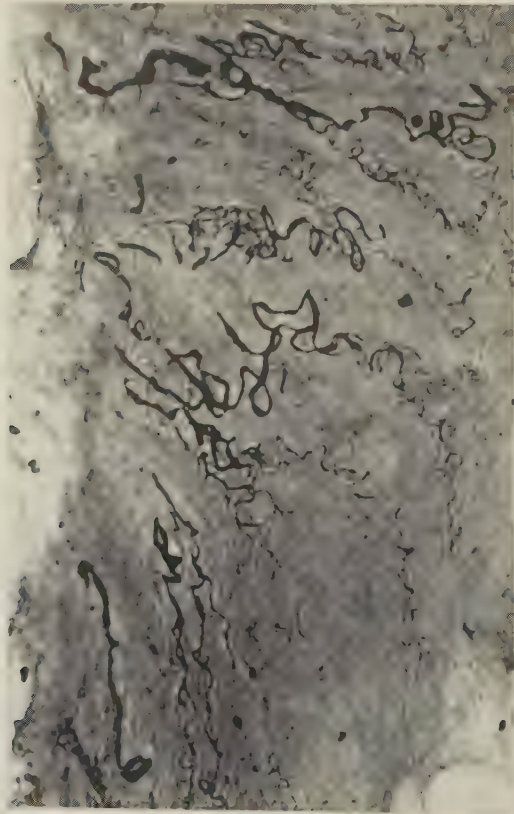


Abb. 1. Gelatineinjektion der Arterien einer aufgehellten Cervix. Vergrößerung 6mal. Epitheldefekt. Der obere Rand der Abbildung entspricht der Korpus-Cervixgrenze, der linke der Außenseite der Cervix. Darstellung der Ring- und Vertikalarterien, die in Form eines Trichters angeordnet sind

Befunde

Um eine gute Übersichtlichkeit der Präparate zu erhalten, injizierte ich stets auf einer Seite des Uterus nur entweder die Arterien oder die Venen, niemals beide gleichzeitig. Der Vergleich der Anordnung der Arterien mit der der Venen gelang in Präparaten, in denen auf der einen Seite die Arterien, auf der Gegenseite die Venen gefüllt waren. In der Abb. 1 und 2 sind zwei Präparate gegenübergestellt. Die Abb. 1 zeigt gelatinegefüllte Arterien der linken Hälfte einer Cervix, die Abb. 2 tuschegefüllte Venen der rechten Seite einer Cervix. Beide Präparate zeigen, daß horizontal und vertikal verlaufende Gefäße unterschieden werden können. Es sollen daher im folgenden die Bezeichnungen „Ringarterie“ bzw. „Ringvene“

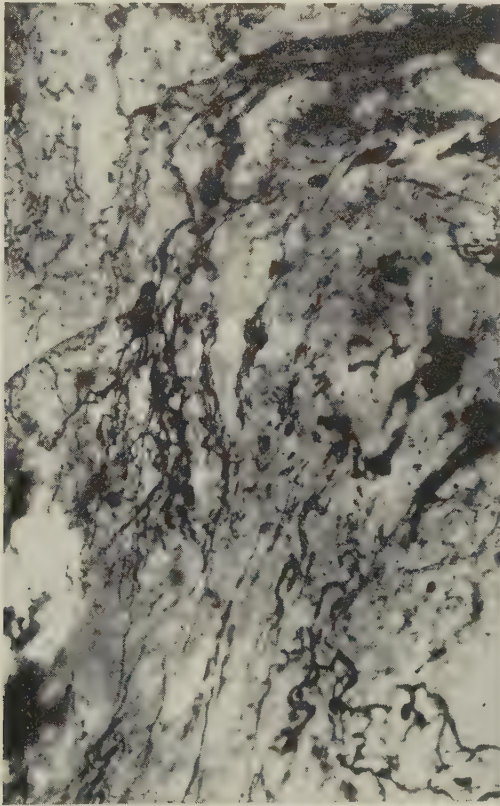


Abb. 2. Tuscheinjektion der Venen einer aufgehellten Cervix. Photomontage aus zwei Einzelaufnahmen, Vergrößerung etwa 6mal. Frontalschnitt. Der obere Rand der Abbildung entspricht der Korpus-Cervixgrenze, der rechte der Außenseite der Cervix. Darstellung der Ring- und Vertikalvenen

für die vorwiegend transversal ziehenden, „Vertikalarterie“ bzw. „Vertikalvene“ für die mehr steil laufenden Gefäße gelten. Die Vertikalgefäße gehen aus den Ringgefäßen hervor. Bildlich gesehen sind die Gefäße in der Cervix in Form eines Trichters angeordnet. Die Ringgefäße liegen am Rand des Trichters, die Vertikalgefäße laufen den Flächen des Trichters parallel in konisch konzentrischen Schichten, indem sie die Cervixwand von außen nach innen steil durchsetzen.

1. Ringarterien

Die Ringarterien entspringen aus den Rr. cervicovaginales der A. uterina. Sie umgreifen, spiegelbildlich angeordnet, die Pars supravaginalis cervicis. Sie setzen somit die regelmäßige Anordnung der Korpusringarterien an der Cervix fort und liegen hier ebenso wie am Korpus oberflächlich. Die Zahl der Ringarterien an der Cervix schwankt zwischen 3 und 6. Die letzte, vom inneren zum äußeren Muttermund gerechnet, liegt an der Verbindungsstelle von Vagina und Cervix zwischen Längsmuskelbündel eingebettet. Die Pars vaginalis cervicis besitzt keine Ringarterien. Diejenigen Ringarterien, die den Uterus an der Korpus-Cervixgrenze umkreisen, erreichen die Mittellinie des Organs. Die caudal folgenden reichen — je näher sie dem äußeren Muttermund zu liegen, desto weniger — nicht mehr bis zur Medianlinie des Uterus. Die letzten Arterien an der Nahtstelle von Vagina und Cervix sind im eigentlichen Sinne keine „Ring“arterien mehr, da sie ohne längeren oberflächlichen Verlauf über die Scheidengewölbe gebogen sogleich in die Pars vaginalis cervicis eintreten.

Alle Ringarterien sind korkzieherartig geschlängelt. Die Windungen sind schon bei Neugeborenen vorhanden, verstärken sich jedoch nach vorausgegangenen Schwangerschaften (vgl. Balin, 1880; Pankow, 1906; Wiegand, 1930). Die Schlängelung kann so stark werden, daß einzelne Abschnitte der Arterien rückläufig werden.

2. Vertikalarterien

Die Vertikalarterien entspringen in regelmäßiger Folge aus den Ringarterien. Sie verzweigen sich 2—3mal unter spitzen Winkeln. In der Verzweigungsart gleichen sie den Radiärästen im Korpus (Freund, 1904). Ihre Verlaufsrichtung unterscheidet sich jedoch von der der Radiärarterien. Die Vertikalarterien durchsetzen die Cervixwand in steiler Richtung von oben außen nach unten innen.

Sie sind es im wesentlichen, die den oben erwähnten „Gefäßtrichter“ der Cervix bilden. Neben der spitzwinkligen Verzweigung der Vertikalarterien, wodurch Y-förmige Gabelungen zustande kommen, gibt es auch, wenn auch in geringer Zahl, stumpfwinklige Aufteilungen. Hierdurch bekommen einige Arterien eine rückläufige Richtung. Die Vertikalarterien sind ebenso wie die Ringarterien geschlängelt, jedoch weniger stark.

Durch die trichterförmige Anordnung der Arterien innerhalb der Cervix und wegen der regelmäßigen Astfolge sowohl der Ringarterien aus den Rr. cervicovaginales als auch der Vertikalarterien aus den Ringarterien kommt es scheinbar zu einer sektorenförmigen Versorgung der Cervix. Die Vertikalarterien des inneren Drittels der Cervix — bei frontaler oder sagittaler Schnittführung — entspringen aus Ringarterien, die die Cervix an ihrer oberen Grenze zum Korpus umkreisen. Im mittleren Drittel der Cervix liegen Vertikalarterien, die Äste aus Ringarterien der Pars supravaginalis sind. Die Vertikalarterien des äußeren Drittels der Portio vaginalis verlaufen, wie oben gesagt, gebogen über die Scheidengewölbe. Da sich jedoch die Vertikalarterien 2–3mal verzweigen und da es rückläufige Äste gibt, kommt eine Überlappung ihrer Versorgungsgebiete zustande. Die Vermutung einer sektorenförmigen Versorgung der Cervix mußte aus diesen Gründen aufgegeben werden.

3. Die Anordnung der Venen

Die bei der Beschreibung der Arterienanordnung getroffene Einteilung der Cervix in ein inneres, mittleres und äußeres Drittel erleichtert die Beschreibung und soll aus diesem Grunde beibehalten werden. Es gilt jedoch auch bei den Venen das schon bei den Arterien Gesagte: Die Drittelung berechtigt nicht zur Annahme getrennter und voneinander unabhängiger Stromgebiete. Die Venen des inneren Drittels der Cervix laufen zunächst der Schleimhaut parallel im submukösen Längsmuskellager. Nach einem steil aufstrebenden Verlauf münden sie in horizontale an der Korpus-Cervixgrenze liegende Venen ein. Die horizontalen Venen entsprechen den an dieser Stelle befindlichen Ringarterien. Die oberflächlichen Ringvenen sind mit der von Henning (1893) beschriebenen Kranzvene identisch. Da die oberflächliche Kranzvene nicht konstant ist (vgl. Waldeyer, 1899), finden sich stets horizontale Venen in der Tiefe. Die Venen des mittleren Drittels der Cervix

besitzen ebenfalls wie die des inneren Drittels anfänglich einen steilen Verlauf. Sie erreichen die Korpus-Cervixgrenze jedoch nicht, sondern biegen im äußeren Drittel der Pars supravaginalis cervicis um, bekommen eine flach schräge Richtung und münden in den Plexus cervicovaginalis. Die Venen des äußeren Drittels verlaufen innerhalb der Portio steil, biegen über die Scheidengewölbe und münden ebenfalls in den Plexus cervicovaginalis. In der Cervix überwiegen somit die vertikalen Venen. Die Hauptstämme sind durch zahlreiche Queranastomosen untereinander verbunden. Die Winkel zwischen den Hauptstämmen und den Anastomosen sind in der Mehrheit rechte, wodurch T-förmige Verzweigungen zustande kommen (Abb. 3 und 4).

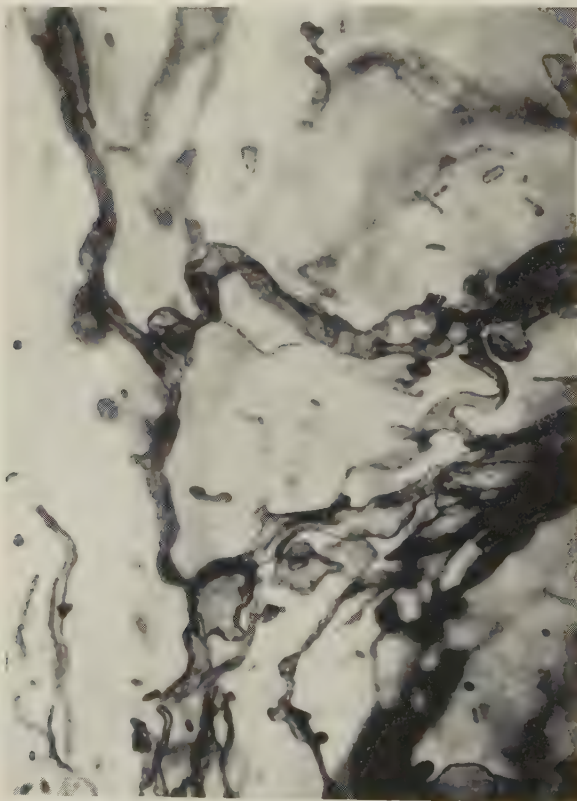


Abb. 3. Tuscheinjektion einiger Venen aus dem inneren, schleimhautnahen Drittel einer Cervix. Aufhellungspräparat, Vergrößerung 48mal. Darstellung der T-förmigen Gabelung der Venen

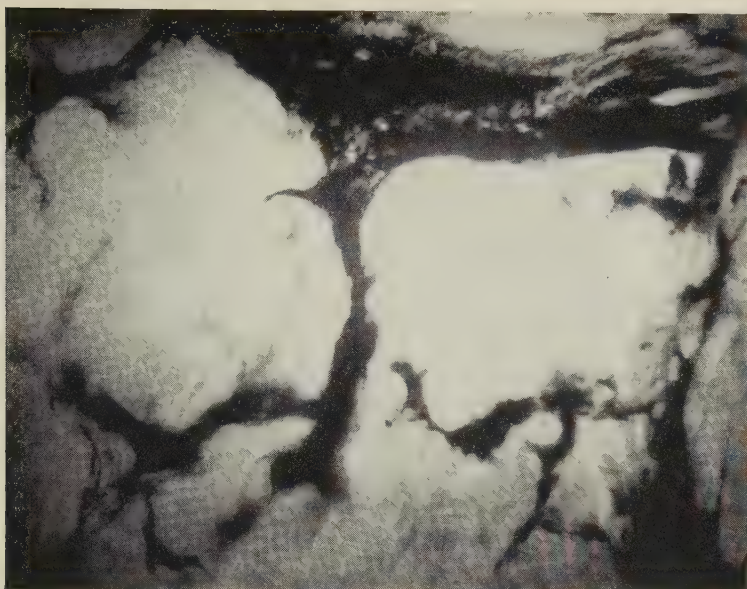


Abb. 4. Tuscheinjektion einiger Venen aus dem äußeren Drittel der Cervix, nahe der Korpus-Cervixgrenze. Aufhellungspräparat, Vergrößerung 48mal. Darstellung der rechtwinkligen Verzweigung der Venen

Die T-förmige Gabelung bleibt in der Schwangerschaft erhalten (Abb. 5 und 5a). Durch eine vermehrte Füllung der Venen in der Schwangerschaft wird ein Schwellpolster gebildet (Stieve, 1928). Die Grundlage des Schwellkörpers ist nicht ein regelloser Plexus. Die während der Nichtschwangerschaft bestehende Ordnung der Venen bleibt auch während der Schwangerschaft erhalten. Dieses konnte ich an injizierten Cervices des VII. bis X. Schwangerschaftsmonats wiederfinden.

Das Schwellpolster wird während der Eröffnungsperiode unter der Geburt ausgepreßt. Zusammen mit einem Schleimhautabort wird die Eröffnung eingeleitet (Stieve, 1928). Das Auspressen des Schwellkörpers kann nicht plötzlich vonstatten gehen, da die Eröffnung Stunden dauert. Diese Zeit wird benötigt, damit das Geburtsoedem eintreten kann und damit sich die Fasersysteme verschieben können (Goerttler, 1931). Beim Einsetzen der Wehen wird das venöse Blut aus dem Korpus über die Vertikalvenen in die Venensinus der Cervix gepreßt. Sie werden während einer Wehe prall mit Blut gefüllt. Dieses ist äußerlich kenntlich an einer ver-

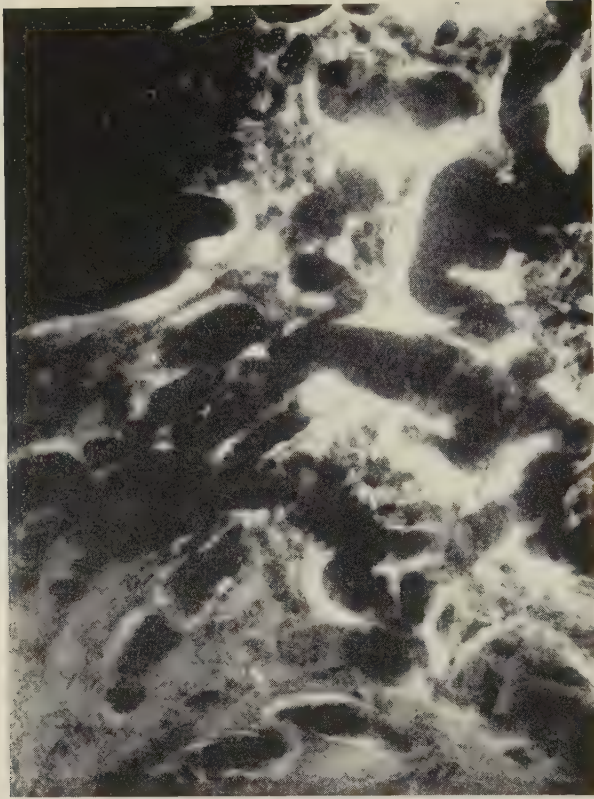


Abb. 5. Gelatineinjektion des Schwellpolsters der Cervix aus dem 8. Schwangerschaftsmonat. Aufhellungspräparat, Vergrößerung 8mal. Die Venen sind prall mit Blut gefüllt, besonders stark um den inneren Muttermund. Die Hauptverlaufsrichtung der Venen ist vertikal. Die Venen gabeln sich unter annähernd rechten Winkeln

mehrten lividen Verfärbung der Portio vaginalis. Mit der vermehrten Füllung steigt der intravasale Druck, der eine der Voraussetzungen für das Zustandekommen des Geburtsoedems ist. Bei Nachlassen des Druckes in der Wehenpause werden die Venen teilweise wieder entleert. Die Bedeutung der Wehen für die Blutverschiebungen in der Cervix liegt dann nicht so sehr in einem einmaligen Auspressen als vielmehr in einer rhythmischen Auffüllung und Entleerung in der Art eines Pumpmechanismus. Das Ziel der Eröffnungswehen ist die Ausweitung des Cervixlumens. Die Wand der Cervix wird hierbei ausgewalzt. Ihre Dicke nimmt ab. Die Voraussetzung hierfür ist, daß die Fasersysteme umgestellt

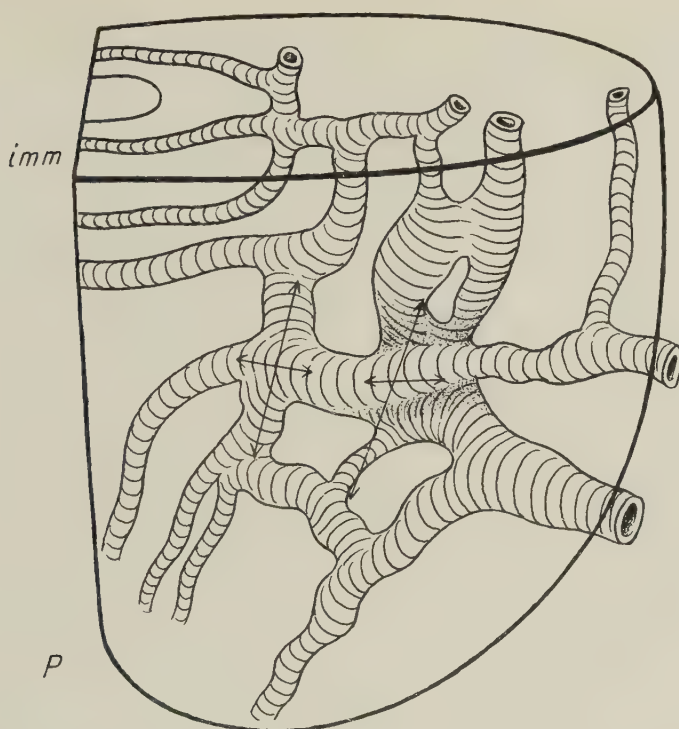


Abb. 5a. Schematische Darstellung der Venen einer Cervix aus dem 8. Schwangerschaftsmonat zu Erläuterung der Abb. 5

P = Portio, imm = innerer Muttermund. Die Pfeile kennzeichnen die Gabelungen der Venen

werden und daß das Blut aus der Cervix abgepreßt wird. Mit zunehmender Erweiterung der Cervix muß der Schwellkörper entleert werden. Die aufgefundenen T-förmigen Anastomosen zwischen den Hauptstämmen der Vertikalvenen könnten bei dem Pumpmechanismus während der Eröffnungsperiode als Überdruckventile wirken. Das Blut kann so langsam aus der Cervix abgepreßt werden. Der Rückfluß kann durch Klappen an den Mündungen der Cervixvenen in die Venen des Plexus cervicovaginalis verhindert werden (Lierse, 1958).

Zusammenfassung

1. An Hand von 50 injizierten und aufgehellten Cervices aus der Schwangerschaft und der Nichtschwangerschaft verschiedener Lebensalter konnte eine räumliche Ordnung der Gefäße in der Cervix erkannt werden.

2. Die Gefäße sind in der Cervix in Form eines Trichters angeordnet: Ringgefäße verlaufen an den Rändern des Trichters, Vertikalgefäße laufen den Flächen des Trichters parallel in konisch konzentrischen Schichten.

3. Die Vertikalarterien verzweigen sich unter spitzen Winkeln, die Vertikalvenen unter rechten, wodurch bei den Arterien Y-förmige Gabelungen bei den Venen T-förmige zustande kommen.

4. Auf Grund der gefundenen Venenanordnung wird auf einen möglichen „Pumpmechanismus“ des venösen Blutes während der Eröffnung der Cervix unter der Geburt aufmerksam gemacht.

Schrifttum

- Balin, J.: Über das Verhalten der Blutgefäße im Uterus nach stattgehabter Geburt. *Arch. Gyn.* **15** (1880) 157–168.
- Barthelemez, G. W.: The human uterine mucous membrane during menstruation. *Amer. J. Obstet. and Gynec.* **21** (1931) 623–643.
- Histological studies on the menstruating mucous membrane of the human uterus. *Publ. Carnegie Inst. Wash.* **443**, 141–186, *Contrib. to Embryol.* **24** (1933).
- Premenstrual and menstrual ischaemia and the myth of endometrial arteriovenous anastomoses. *Amer. J. Anat.* **98** (1956) 69–95.
- The form and the function of the uterine blood vessels in the Rhesus monkey. *Publ. Carnegie Inst. Wash.* **611**, 153–182, *Contrib. to Embryol.* **36** (1957).
- Benninghoff, A.: Blutgefäße und Herz. In: *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen*. Herausgeg. von W. v. Möllendorff, Bd. 6, Teil 1, Springer, Berlin 1930.
- Clara, M.: Die arteriovenösen Anastomosen. Springer, Wien 1956.
- Corner, G. W.: Ovulation and menstruation in *Macacus rhesus*. *Publ. Carnegie Inst. Wash.* **332**, 73–101, *Contrib. to Embryol.* **75**, 15.
- Daron, G. H.: The arterial pattern of the tunica mucosa of the macacus rhesus uterus. *Anat. Rec.* **52** suppl. (1932) 9–10.
- The arterial pattern of the tunica mucosa of the uterus in *Macacus rhesus*. *Amer. J. Anat.* **58** (1936) 348–419.
- The veins of the endometrium (*Macacus rhesus*) as a source of the menstrual blood. *Anat. Rec.* **67** suppl. (1937) 13.
- Frapier: *Vaissaux sanguins de l'utérus*. Dissertation Paris 1896, Nr. 564.
- Freund, R.: Die Lehre von den Blutgefäßen der normalen und kranken Gebärmutter. Gustav Fischer, Jena 1904.
- Goerttler, K.: Die Architektur der Muskelwand des menschlichen Uterus und ihre funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb., Abt. I*, **65** (1931) 45–128.
- Hegar und Kaltenbach: *Operative Gynäkologie mit Einschluß der gynäkologischen Untersuchungslehre*. Ferd. Enke, Stuttgart 1896.
- Henning, C.: Über die Uterusvenen in normaler und pathologischer Hinsicht. *Virch. Arch. path. Anat.* **131** (1893) 509.

- Hyrtl, J.: Die Corrosionsanatomie und ihre Ergebnisse. Wilh. Braunmüller, Wien 1873.
- Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 14. Aufl. Wilh. Braunmüller, Wien 1873.
- Kehrer, E.: Würdigung der Parametritis posterior chronica. Münchener med. Wochschr. **76** (1929) 826–829, 884–887.
- Anatomie und Physiologie der Schwangerschaft. In: Biologie und Pathologie des Weibes. Herausgeg. von Seitz-Amreich, 2. Aufl. Bd. **7**, Teil I (1952) 329.
- Kon, J., und Y. Karaki: Über das Verhalten der Gefäße in der Uteruswand. Virch. Arch. path. Anat. **191**, Folge 19 (1908) 456–482.
- Küstermann, H.: Systematische histologische Untersuchungen über die Venen des Uterus. Z. mikr.-anat. Forsch. **20** (1930) 417–432.
- Lierse, W.: Nachweis von Venenklappen im Plexus uterovaginalis. Z. Zellforsch. **49** (1958) 209–214.
- Nagel, W.: Beitrag zur Anatomie der weiblichen Beckenorgane. Arch. Gyn. **53** (1897) 557–627.
- Pankow, O.: Graviditäts-, Menstruations-, Ovulationssclerose der Uterus- und Ovarialgefäße. Arch. Gyn. **80** (1906) 271–282.
- Redlich, A. A.: Atlas des arteriellen Gefäßsystems des Uterus und der Adnexe. Veit, Leipzig 1911.
- Runge, H.: Über den Venendruck in Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett. Arch. Gyn. **122** (1924) 142–157.
- Schröder, R.: Die weiblichen Genitalorgane. In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Herausgeg. von W. v. Möllendorff, Bd. **7**, Teil I, Springer, Berlin 1930.
- Spalteholz, W.: Aufhellungsmethoden § 854 in: Mikroskopische Technik, herausgeg. von B. Romeis. 15. Aufl. Leibniz, München 1948.
- Spanner, R.: Injektionsmethoden § 1949 in: Mikroskopische Technik, herausgeg. von B. Romeis. 15. Aufl. Leibniz, München 1948.
- Stieve, H.: Der Halsteil der menschlichen Gebärmutter, seine Veränderungen während der Schwangerschaft, der Geburt und des Wochenbettes und ihre Bedeutung. Z. mikr.-anat. Forsch. **11** (1927) 292–441.
- Über die Bedeutung venöser Wundernetze für den Verschluß einzelner Öffnungen des menschlichen Körpers. Dtsch. med. Wschr. **3** (1928) 87–90; **4** (1928) 130–133.
- Tayler, H. C. jun.: Vascular congestion and hyperaemia. Their effect on the structure and function in the femal reproductive system. Amer. J. obstetr. and Gynec. **57** (1949) 211–227, 637–653, 654–668.
- Waldeyer, W.: Das Becken. F. Cohen, Bonn 1899.
- Wiegand, R.: Systematische histologische Untersuchungen über die Arterien des Uterus. Z. mikr.-anat. Forsch. **20** (1930) 433–459.

Dr. Werner Lierse
Anatomisches Institut der Universität
Freiburg/Br., Albertstraße 17

*Aus dem Anatomischen Institut und Museum
der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald
(Direktor: Prof. Dr. med. A. L. Schubel)*

Morphologische und funktionelle Untersuchungen an der Kaumuskulatur von *Oryctolagus* und *Lepus*

Von

G. H. Schumacher und H. Rehmer

Mit 12 Abbildungen

(Eingegangen am 26. Juli 1959)

Die meisten Kaumuskeluntersuchungen haben rein descriptiven Charakter, was sowohl für Rodentier als auch für Lagomorphen zutrifft. Da die Beschreibungen der Kaumuskeln recht unterschiedlich ausfallen, vor allem aber sehr verschieden gegliedert werden, liegt die Vermutung nahe, daß die Kaumuskulatur der Nagetiere sehr differente Strukturen besitzen muß oder aber Zielsetzung und Untersuchungstechnik zu verschiedenen Ergebnissen geführt haben.

Der Masseter der Rodentier wird z. B. von Teutleben (1874) und Parsons (1894) in vier, von Allen (1880) in drei Schichten gegliedert. Tullberg (1900) grenzt einen Masseter lateralis mit einer P. superficialis und P. profunda von einem Masseter medialis mit einer P. anterior und P. posterior ab. Bei Alezais (1901) findet man eine ähnliche Einteilung, er unterscheidet zwischen „masséter externe“ und „interne“, ersteren teilt er wieder in eine „P. antérieure“ und „P. postérieure“, Forster (1929) benutzt die gleiche Nomenklatur. Toldt (1905) gliedert den Masseter in eine tiefe und oberflächliche Portion, wobei letztere wieder in zwei Schichten zerfällt. Außerdem grenzt er den „M. zygomatico-mandibularis“ ab, der den Übergang von Masseter zum Temporalis herstellt. Diesem Einteilungsprinzip folgen Bluntschli und Schreiber (1929), Müller (1933), der außer weiteren Unterteilungen noch den M. maxillo-mandibularis abgrenzt, Starck und Wehrli (1935).

Leche (1888/89) bezeichnet die 3. Masseter-Portion von Teutleben als *P. suprazygomatrica* des *M. temporalis*. Dubecq (1925) zerlegt den Masseter in eine superficielle anteriore und eine profunda posteriore Schicht.

Die Struktur des *M. masseter* sowie seine Beziehungen zum Schädel ist natürlich bei verschiedenen Rodentiern und Lagomorphen recht mannigfaltig, so daß z. B. ein Einteilungsprinzip von *Hydrochoerus* und *Cavia* nicht auf *Oryctolagus* oder *Lepus* übertragen werden kann. Aber selbst die Darstellungen nur eines Vertreters, z. B. des Kaninchens, zeigen bei Krause (1868) und Gerhardt (1909), Teutleben (1874), Forster (1929), Meinertz (1943) unterschiedliche Gliederungen der Kaumuskeln, speziell des Masseters. Die gründlichste Beschreibung hat Meinertz gegeben, der den Masseter in eine *P. anterior* und *P. posterior* und erstere wieder in vier Abschnitte unterteilt, die wiederum in verschiedene Schichten zerfallen.

Wie aus den Darstellungen der genannten Autoren ersichtlich ist, handelt es sich bei allen Kaumuskeln, mit Ausnahme des *M. pterygoideus lateralis*, um vielfach gefiederte Muskeln, und da der *M. masseter* bei Rodentiern und Lagomorphen von allen Kaumuskeln am stärksten entwickelt ist und recht komplexe Bewegungen ausführen kann, ist es erklärlich, daß seine innere Struktur recht kompliziert sein muß. Der inneren Struktur bzw. seinem Fiederungssystem liegt ein Sehnengefüge zugrunde. Erst die genaue Kenntnis der Sehnenverhältnisse gibt Aufklärung über die Architektur des Muskels. Ohne Kenntnis der Sehnen wird eine Portionengliederung sehr unterschiedlich ausfallen. Um diese zu studieren, ist es notwendig, eine Schichtenpräparation vorzunehmen bzw. den Muskel aufzufasern. Letztlich geht eine genaue Strukturanalyse der funktionellen Beurteilung von Muskeln voraus, da Form und Funktion aufeinander abgestimmt sind. Eine morphologische Strukturanalyse wäre aber unvollständig, wenn man nicht den physiologischen Querschnitt, das Gewicht der Muskelfasern sowie ihre Zugrichtung berücksichtigen würde. Untersuchungen dieser Art haben Müller (1933) an der Kaumuskulatur von *Hydrochoerus capybara*, Starck und Wehrli (1935) an der Kaumuskulatur von *Marmota marmota* L., besonders im Hinblick auf ihre Bedeutung für die Formgestaltung des Schädels, vorgenommen sowie Schumacher (1959) an der Kaumuskulatur von *Cavia* und *Rattus* im

Vergleich zu anderen ernährungs-biologisch eindeutig differenzierten Säugetieren.

Als Untersuchungsobjekt wurde hier das Hauskaninchen und der Feldhase ausgewählt, da dieses Material ohne Schwierigkeiten zu erlangen ist. Auf das Domestikationsproblem wird hier nicht eingegangen. Dennoch sind wir der Meinung, daß unsere gegenüberstellenden Untersuchungen auch hierfür einige Unterlagen liefern.

Schädel, Kiefer und Zähne von *Oryctolagus* und *Lepus* können für eine morphologische und funktionelle Analyse des Kauapparates als hinreichend bekannt vorausgesetzt werden, so daß sich die Untersuchungen allein auf den aktiven Kauapparat, die Muskeln, beschränken sollen.

Untersucht wurden je 10 Köpfe von *Oryctolagus* und *Lepus*. Alle Muskeln wurden aufgefasert, die Sehnenblätter der Einfachheit halber und um eine klare Übersicht zu gewinnen, mit Nummern versehen, die Länge der Muskelfasern gemessen, das Feuchtgewicht ermittelt und aus beiden der physiologische Querschnitt bestimmt. Abschließend wurden die herauspräparierten Muskelfasern im Heißluftsterilisator bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen.

M. masseter

Der *M. masseter* ist bei *Oryctolagus* und *Lepus* von allen Kaumuskeln am kräftigsten entwickelt. Nach Entfernen der *Fascia masseterica* kann man eine deutliche Gliederung in zwei Portionen erkennen (Abb. 1). Eine größere, rhombenförmige *Pars superficialis* bedeckt die *Pars profunda* (*M. zygomaticomandibularis* Toldt) größtenteils, so daß nur ein kleineres Stück der letzteren unter dem Jochbogen vor dem Kiefergelenk sichtbar wird. Die Trennung beider Portionen ist immer durch die unterschiedliche Faserverlaufsrichtung deutlich. Während der *Masseter* bei *Oryctolagus* seitlich stärker ausgewulstet ist, zeigt er sich bei *Lepus* wesentlich flacher. Hinsichtlich der Ausbreitung und Portionengliederung ergeben sich jedoch zwischen beiden keine nennenswerten Unterschiede. In manchen Fällen scheint sich zwischen der oberflächlichen und der tiefen Portion eine dritte mediale Partie abzugrenzen. Diese ist jedoch in den wenigsten Fällen deutlich von der *Pars supf.* zu trennen, da der oberflächliche Sehnen Spiegel auch den medialen Abschnitt des Muskels überzieht und so einen kontinuierlichen Zusammenhang zur mittleren Faserpartie herstellt. Da sich jedoch

die Fleischfasern durch ihre steilere Zugrichtung von der oberflächlichen Portion etwas abheben, kann bei kleinerem Sehnen Spiegel eine oberflächliche Trennung sichtbar werden.

Der *M. masseter* nimmt seinen Ursprung vom *Os zygomaticum* und dem langen Jochbogen und inseriert an der Seitenfläche des Unterkiefers. Das Ansatzfeld des Masseters wird durch eine schaufelförmige Vergrößerung des *Angulus mandibulae* dargestellt. Ein Teil des Muskels umgreift den ventralen Mandibularrand und legt sich als *Pars reflexa* (Abb. 4) an der Medialseite des Unterkiefers dem unteren Rand des *M. pterygoideus medialis* an.

Die Oberfläche des vorderen oberen Abschnittes der *Pars superficialis* wird von einem fächerförmigen Sehnen Spiegel (1) bedeckt, der an der vorderen Kante des *Os zygomaticum* mit einem sehr kräftigen Strang entspringt und sich entlang einer lateralen Kante am oberen Jochbogenrand bis zur *Sutura zygomaticotemporalis* befestigt. Unter der seitlichen oberen Jochbogenkante vertieft sich die Lateralfläche des Jochbogens zu einer länglichen flachen Grube, aus welcher ein Teil der medialen Fasern der oberflächlichen Masseterportion ihren Ursprung nimmt. Das Sehnenblatt umhüllt

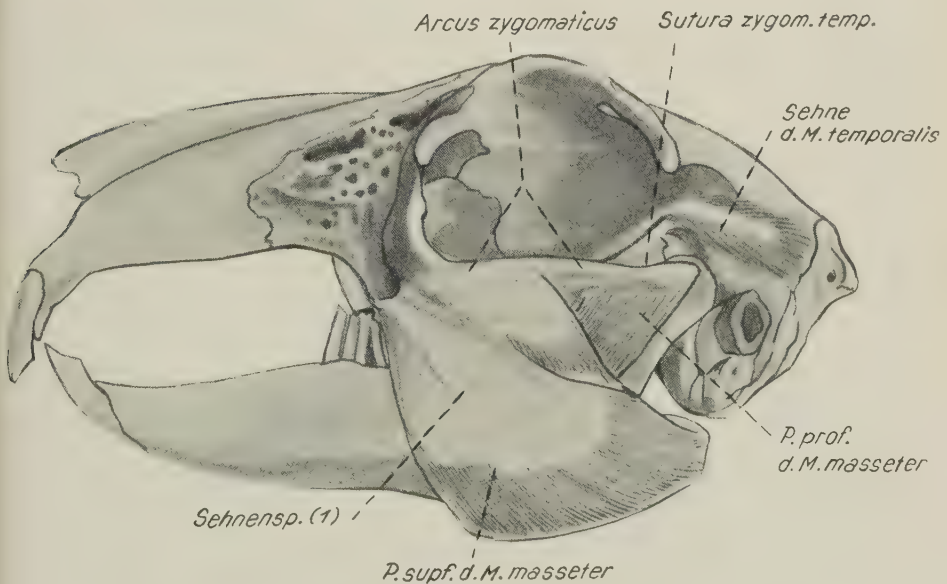


Abb. 1. Die Kaumuskeln von *Oryctolagus*, Ansicht von lateral

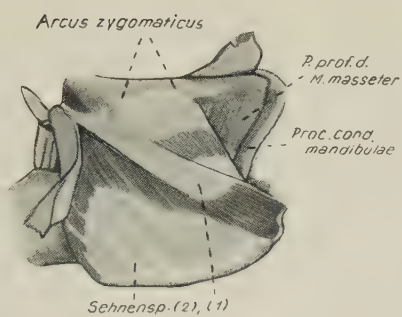
den vorderen Rand des Muskels und strahlt, nach unten und hinten sich verbreiternd, gegen den Angulus aus.

Spaltet man den Sehnenspiegel (1) und schlägt ihn zur Seite um, so findet man nach Entfernen der von seiner Unterseite entspringenden Muskelfasern einen weitläufigen Sehnenspiegel (2), der mit einem lateralen Blatt von der äußeren Anguluskante des Unterkiefers seinen Ausgang nimmt (Abb. 2a). Das annähernd dreieckige Sehnenblatt legt sich der Medialseite des oberflächlichen Sehnenspiegels an und nimmt die von ihm entspringenden Muskelfasern auf. Dieser Teil des Sehnenspiegels (2) wurde bei *Lepus* häufig etwas weitläufiger gefunden als bei *Oryctolagus*.

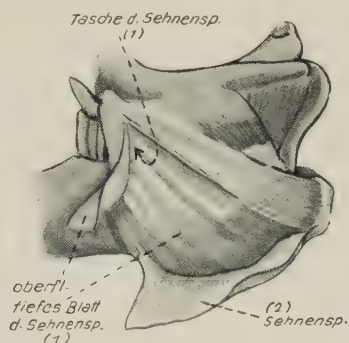
Hebt man den Sehnenspiegel (2) mit den darunter gelegenen Muskelfasern ab, so trifft man auf die tiefe Lamelle des Sehnenspiegels (1) (Abb. 2b). Diese strahlt, ähnlich wie das oberflächliche Blatt, nach hinten unten fächerförmig aus. Im vorderen Rand und im hinteren Abschnitt der Pars superficialis vereinigen sich beide Sehnenblätter miteinander, so daß beide eine tiefe, nach hinten unten offene, trichterförmige, mediolateral abgeplattete Sehnen tasche bilden, in welche das laterale Blatt des Sehnenspiegels (2) weit hinaufragt.

Aus dem vorderen Umschlagsrand des Sehnenspiegels (1) geht außerdem noch ein sehr kräftiger, rundlicher Sehnenstrang hervor, der schräg nach hinten unten ausläuft und sich in das Muskelfleisch ein senkt (Abb. 5). Weiter unten liegt er an der Medialfläche des Muskels und unterkreuzt die ventrale Mandibularkante in schräger Richtung nach hinten medial. Die Kreuzungsstelle liegt unmittelbar vor der äußeren Angularkante; sie ist durch eine seichte Knochen incisur an der Mandibel gekennzeichnet, in welcher die Sehne ihre Führung und ihr Widerlager bei der Abknickung nach medial erfährt. Nach Überquerung der ventralen Unterkieferkante legt sich die Sehne an die Medialfläche des Unterkiefers und läuft hier medial vom Pterygoideus zum Angulus mandibulae aus. Die von dem rückläufigen Sehnenstrang allseitig entspringenden Muskel-

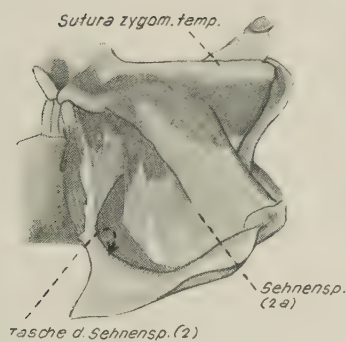
Abb. 2. Teilausschnitte aus Abb. 1. Darstellung des M. masseter mit seinen Sehnen. a) Spaltung des oberflächlichen Blattes vom Sehnenspiegel (1), b) Tasche des Sehnenspiegels (1), das laterale Blatt der Sehnenspiegel (1) und (2) ist nach oben bzw. zurückgeklappt, c) Tasche des Sehnenspiegels (2), d) nächst tiefere Schicht, der Sehnenspiegel (2a) ist abgeschnitten, e) der Sehnenspiegel (3) ist abgeschnitten, Stumpf des Sehnenspiegels (3) ist hochgeschlagen, man übersieht den Sehnenspiegel (2) ganz, f) P. prof. des M. masseter, der Jochbogen ist teilreseziert



a



b



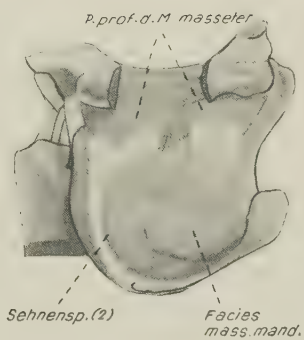
c



d



e



f

fasern stellen die Pars reflexa des Masseters dar und geben ihr eine komplizierte Fiederungsstruktur (Abb. 3). Zwischen *Oryctolagus* und *Lepus* bestehen hier keine nennenswerten Differenzen.

Nach Abgabe des oberflächlichen Blattes setzt sich der Sehnenspiegel (2) als flacher Sehnestreifen in halbkreisförmigem, rückläufigem Bogen etwa $\frac{1}{2}$ cm hinter dem vorderen Muskelrand am Unterkiefer nach oben und hinten fort (Abb. 2c–f, 5). Die Insertion wird auf der Facies masseterica mandibulae durch eine Knochenkante markiert, die sich von der äußeren Angularkante nach vorn fortsetzt, sodann in halbkreisförmigem Bogen nach oben aufsteigt und als feine Knochenleiste das leicht vertiefte Ansatzareal des Masseters am Unterkiefer nach vorn begrenzt. Die Sehne, die sich in ihrem oberen Abschnitt wieder verbreitert, bildet die mediale Begrenzung der oberflächlichen Masseterportion. Somit bildet auch der Sehnenspiegel (2) eine Tasche, die jedoch im Gegensatz zur ersten weiträumiger angelegt, nach vorn oben und hinten offen ist und in welche beide Blätter des Sehnenspiegels (1) und der Sehnenspiegel (3) eintauchen.

Die am medialen Blatt inserierenden Muskelfasern nehmen bereits ihren Ursprung von der Unterkante des Jochbogens und dem oberen Teil des kräftigen, nach unten auslaufenden Sehnenstranges, welcher rückläufig der Pars reflexa zum Ursprung dient.

Medial vom lateralen Blatt des Sehnenspiegels (2) und der nächst tieferen Muskelschicht befindet sich der kleinere Sehnenspiegel (2a) (Abb. 2c–e). Dieser entspringt mit einem kräftigen Strang von dem hinteren Ende der Crista masseterica mand., welche die halbkreisförmige, oben offene Facies masseterica caudalwärts begrenzt. Das Sehnenspiegelblatt (2a) läuft in schräger Richtung nach vorn oben bis dicht unter den unteren Rand des Jochbogens. Der vordere, gleichfalls sehr kräftige Abschnitt des Sehnenspiegelblattes entspringt dicht oberhalb des lateralen Blattes vom Sehnenspiegel (2), in parallelem halbkreisförmigem Bogen zu diesem, von der Facies masseterica. Der nach oben konkaven Befestigungslinie Rechnung tragend, die auch an mazerierten Schädeln gut zu erkennen ist, wechselt die Sehnenspiegelzugrichtung. Der hintere, vom Angulus entspringende Abschnitt verläuft schräger nach vorn, während die Richtung des vorderen Sehnenspiegelanteiles bedeutend steiler ist.

Medial vom Sehnenspiegel (2a), durch eine mäßig dicke Lage von Muskelfasern getrennt, befindet sich der Sehnenspiegel (3), der vom unteren Rand des mittleren Jochbogenabschnittes seinen Ur-

sprung nimmt (Abb. 2d, e). Er bildet die hintere Begrenzung der oberflächlichen Masseterportion. Ähnlich wie beim Sehnenspiegel (2a) kann man auch hier einen hinteren und vorderen Abschnitt erkennen, die sich durch ihre unterschiedliche Verlaufsrichtung deutlich voneinander unterscheiden. Der kräftigere, hintere Abschnitt läuft mehr schräg angularwärts aus, während der vordere etwas weiter medial vom hinteren, etwas steiler gestellt ist, in spiegelbildlicher Anordnung zum Sehnenspiegel (2a). Wie bereits bemerkt, taucht das Sehnenblatt (3) in die Tasche des Sehnenspiegels (2) ein. Die von der Medialseite des Sehnenspiegels (3) entspringenden Muskelfasern inserieren zum größten Teil an der Facies masseterica des Unterkiefers, während dem hinteren Sehnenzapfen ein relativ kurzes, von der Lateralfläche des aufsteigenden Unterkieferastes entspringendes Sehnenblatt zur Insertion der Muskelfasern entgegenzieht.

Die tiefen Fasern des M. masseter entspringen von der Innenfläche des Jochbeines und Jochbogens und inserieren an dem medialen aufgefächerten Blatt des Sehnenspiegels (2) (Abb. 2c—7,5). Sie sind hier deutlich vom M. temporalis getrennt. Die hinteren Muskelfasern inserieren an einem kleinen Sehnenspiegel (4), der sich an der Lateralfläche des aufsteigenden Kieferastes befestigt (Abb. 2e, f). Von der Unterkante des hinteren Jochbogenabschnittes strahlt noch ein sehr kleiner Sehnenspiegel (5) zur Vergrößerung der Ursprungsfläche für die Muskelfasern nach unten aus. Im hinteren Abschnitt besteht jedoch ein enger Zusammenhang zwischen Masseter- und Temporalisfasern, so daß die Trennung beider Muskeln hier nicht deutlich ist.

Den von Meinertz beschriebenen Faserursprung von der Kiefergelenkskapsel können wir nicht bestätigen. Zweifellos bestehen hier enge Bindegewebsbeziehungen zwischen Kapsel und Fasern, um Ursprünge handelt es sich aber nicht.

M. pterygoideus medialis

Den M. pterygoideus medialis scheidet Toldt in zwei, jedoch nicht völlig voneinander getrennte Portionen, eine oberflächliche und eine tiefe. Meinertz gliedert drei Portionen ab, P. media, P. intermedia und P. lateralis, die er wieder in mehrere Schichten zerlegt.

Der Muskel wurde von medial präpariert, nachdem der Schädel median sagittal aufgesägt war. Seine Innenfläche wird vom M. depres-

sor mandibulae überkreuzt, die schmalere Ursprungsbasis durch die mediale Lamelle des Proc. pterygoideus und den Hamulus überlagert, während sein unterer, schaufelartig verbreiteter Rand von der Pars reflexa des Masseters abgedeckt wird (Abb. 3). Das vordere Ende des medialen Angulusrandes ist etwas nach außen abgeschrägt, so daß die kräftige Pars reflexa Platz zu ihrer Ausbreitung vorfindet, ohne sich nach medial vorzuwulsten. Im oberen Drittel läßt die Medialfläche zwei Sehnenspiegel erkennen, ein größeres vorderes und — von diesem z. T. verdeckt — ein kleineres hinteres Blatt. Bei ersterem handelt es sich um das oberflächliche Blatt des in der nachfolgenden Beschreibung mit (1) bezeichneten Sehnenspiegels (Abb. 3, 4a e). Nach unten verbreitert es sich fächerförmig und dient einer oberflächlichen Muskelportion als Ursprung, welche die hintere laterale Muskelportion z. T. abdeckt. Bei *Lepus* findet man häufiger als bei *Oryctolagus* die Andeutung einer dritten medialen, Portion, die zwischen den beiden erstgenannten liegt. Das mediale Blatt des Sehnenspiegels (1) wird in seiner vollen Ausdehnung erst nach Entfernen der oberflächlichsten Muskelfasern sichtbar. Es befestigt sich am unteren Ende der medialen Lamelle des Flügelfortsatzes, greift nach vorn noch auf das Gaumenbein über und

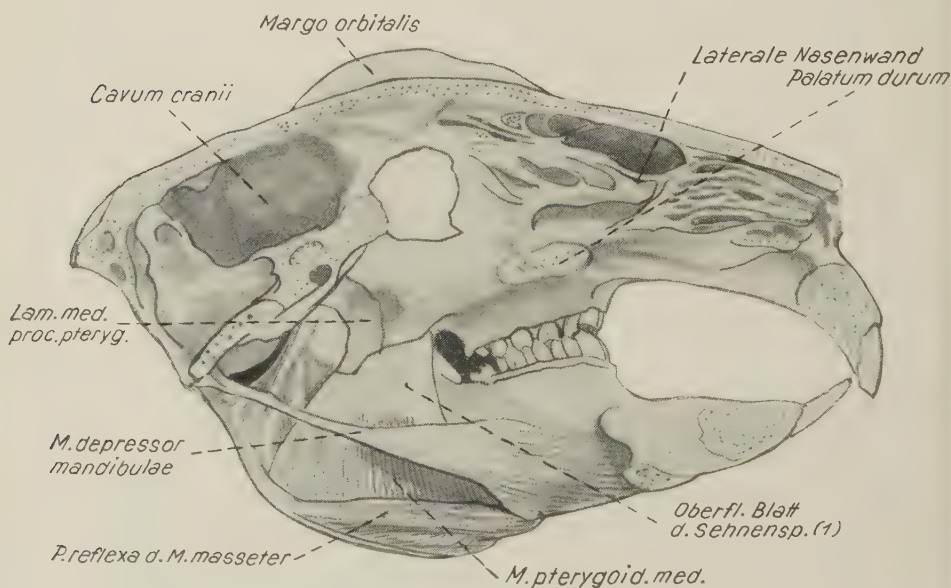


Abb. 3. Medianer Sagittalschnitt durch den Schädel von *Oryctolagus*.
M. pterygoideus medialis in situ

strahlt in etwa dreieckiger Form mandibularwärts divergierend aus. Am vorderen Muskelrand schlägt er in ein tiefer gelegenes Blatt um.

Entfernt man die von seiner Unterfläche entspringenden Muskelfasern, so stößt man auf das sehr ausgedehnte, etwa rechteckige, oberflächliche Blatt des Sehnenspiegels (2), der vom vorderen Abschnitt der medialen Anguluskante entspringt und bis unter den Hamulus pterygoidei nach oben heraufreicht (Abb. 4b-e). Die an ihm inserierenden Muskelfasern entspringen von der Lateralfäche des Sehnenspiegels (1). An der medialen Seite des Sehnenspiegels (2) beobachtet man im allgemeinen noch eine kleine oberflächliche Sehnenplatte, die dem Sehnenspiegel (1) an der unversehrten Oberfläche des Muskels entgegentritt (Abb. 4a).

Hinter dem Hamulus entspringt der am unpräparierten Muskel bereits erkennbare Sehnenspiegel (3) von der Lateralfäche des basalen Abschnittes der Lamina medialis processus pterygoidei sowie von einer kleinen Knochenspitze an der Unterfläche des Keilbeinkörpers (Abb. 4a-c). Der relativ kleine Sehnenspiegel breitet sich nur über den hinteren, oberen Teil der medialen Muskelfläche aus. Seine Zugrichtung ist steiler gestellt als die der Sehnenspiegel (1) und (2), der untere Sehnenrand ist häufig in mehrere spitze, feine Zipfel aufgespalten. Die von ihm entspringenden Muskelfasern nehmen einen steileren Verlauf, so daß dieser Abschnitt als mediale Portion des Pterygoideus medialis bezeichnet werden könnte. Weiter lateral hängen die Muskelfasern jedoch eng zusammen.

Nach Abheben dieses schmalen Sehnenblattes und der hier entspringenden Muskelfasern gelangt man auf das tiefe Blatt des Sehnenspiegels (2), welches in schrägerer Richtung als das oberflächliche Blatt nach hinten oben verläuft und bis in die Fossa pterygoidea eintaucht (Abb. 4c-e). Seine Befestigung findet der Sehnenspiegel (2a) gleichfalls an der medialen Anguluskante, jedoch mit schmalerer Basis als das oberflächliche Blatt und etwas weiter caudalwärts verschoben. Zwischen beiden Blättern des Sehnenspiegels (2) liegt mit medio-lateral gestellten Flächen der Sehnen Spiegel (3).

Entfernt man den Sehnenspiegel (2a) und die darunter gelegenen Muskelfasern, so stößt man auf das tiefe Blatt des Sehnenspiegels (1) (Abb. 5d, e). Dieses breitet sich fächerförmig über die freigelegte

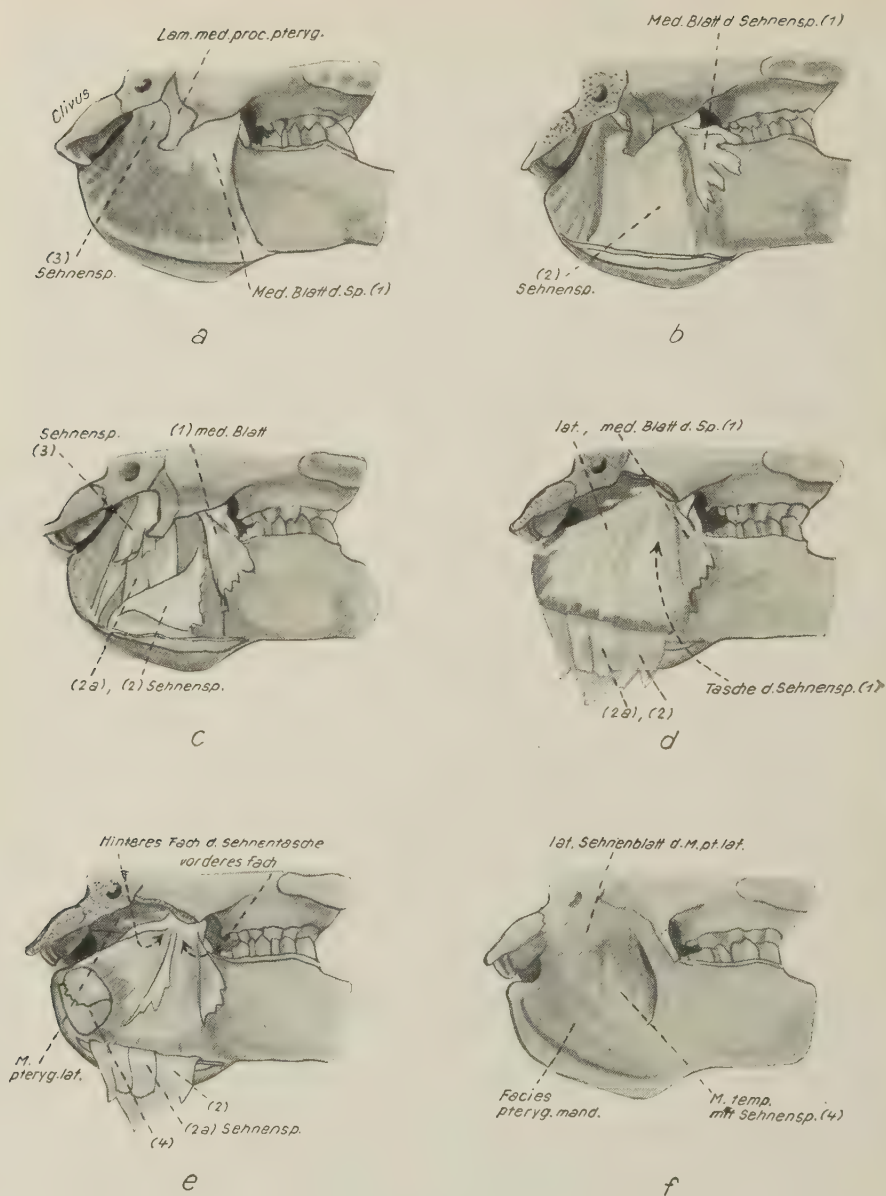


Abb. 4. Teilausschnitt aus Abb. 4. - a) Die Medialfläche des M. pterygoideus medialis, b) nächst tiefere Schicht, das mediale Blatt des Sehnenspiegels (1) ist zurückgeschlagen, c) der Sehnenspiegel (2) ist mandibularwärts umgebogen, d) Eröffnung der Tasche des Sehnenspiegels (1), e) hinteres Fach der Sehnentasche (1), f) M. temporalis von medial nach Entfernen beider Flügelmuskeln

Muskelschicht aus (Abb. 4d). Beide Blätter gehen am vorderen Rand der oberflächlichen Muskelportion ineinander über und bilden somit eine tiefe, seitlich abgeplattete, hinten und unten offene Sehnentasche. Da der Ursprung des medialen Blattes an der Lamina lateralis processus pterygoidei erfolgt, wird die Fossa pterygoidea in diese Taschenbildung noch miteinbezogen, wodurch sie erheblich vertieft wird. Da sich das tiefere Blatt weiter nach hinten ausdehnt, decken sich die freien hinteren Ränder beider Sehnenblätter nicht miteinander. Letzteres spaltet sich nochmals, so daß nach Eröffnung derselben ein zweites hinteres, nach hinten und unten offenes Sehnenfach zutage tritt (Abb. 4e). Auch dieses ist mediolateral abgeplattet, jedoch kleiner als das erstgenannte. In diese Sehnentasche ragt der vom hinteren Abschnitt der medialen Anguluskante entspringende, blattförmige Sehnenspiegel (4) hinein, an welchem alle aus der Tasche entspringenden Muskelfasern inserieren. Das laterale Blatt des Sehnenspiegels (1) bildet gleichzeitig die laterale Grenze des *M. pterygoideus medialis* und gibt eine scharfe Abgrenzung zum *M. temporalis*. Sein Fächerungssystem verursacht eine oberflächliche Portionengliederung, die bei *Lepus* noch etwas markanter hervortritt als bei *Oryctolagus*. Die mediale Anguluskante des Unterkiefers ist zu einer bogenförmigen, nach medial ausladenden Knochenlamelle ausgezogen, welche das Ansatzareal des medialen Flügelmuskels zur Fossa pterygoidea vertieft (Abb. 4f).

M. pterygoideus lateralis

Der seitliche Flügelmuskel zieht von der Lamina lateralis processus pterygoidei schräg nach hinten lateral zur Innenseite des Proc. condyloides mandibulae, wo er zum größten Teil am Knochen, zum geringeren Teil an der Gelenkkapsel sowie am Discus articularis inseriert (Abb. 4d–f). Der relativ kräftige Muskel besitzt im Prinzip eine parallele Faserstruktur, jedoch finden sich im Ursprungs- und Insertionsbereich Sehneneinlagerungen, wodurch eine gewisse Fiederung entsteht, die praktisch aber nicht ins Gewicht fällt. Seine Laterallfläche wird im Ursprungsbereich von einem Sehnenblatt bedeckt, welches sich manschettenartig um den vorderen Teil des Muskelbauches herumlegt und am freien Rand der Lamina lateralis des Flügelfortsatzes befestigt ist. Diese Sehnenmanschette dient einem großen Teil der Muskelfasern als Ursprung.

Meinertz beschreibt unter seinem *Pterygoideus externus* eine *P. anterior* und *P. posterior*. Während erstere unserem *Pterygoideus*

lateralis entspricht, führen wir seine P. posterior unter dem Temporalis auf. Zwischen Pterygoideus lateralis und Temporalis besteht eine klare Trennung. Die P. posterior (Meinertz) steht in untrennbarem Zusammenhang mit dem Temporalis, so daß wir ihn als Teil desselben auffassen.

M. temporalis

Die Ausbreitung des M. temporalis auf der Konvexseite des Hirnschädels ist relativ gering (Abb. 5). Er steigt am hinteren Orbitalrand in einer schmalen Knochenfurche zum Schädeldach empor, biegt dann annähernd rechtwinklig nach hinten ab, um sich mit divergierenden Fasern auf dem Ursprungsfeld des Planum temporale auszubreiten. Letzteres wird zum größten Teil von der langen, etwa rechteckigen Schläfenbeinschuppe und nur zum geringeren Teil vom Parietale gebildet. Der größere Temporalisanteil entspringt von der Rückwand der Orbita, die vom großen Keilbeinflügel, dem vorderen Schuppenteil des Temporale und vom Frontale gebildet wird. Hier befestigen sich zwei längere, nach unten ausgezogene Sehnen (1) und (3) an einer oder zwei transversalen Knochenkanten bzw. zwei oder drei Knochenhöckerchen.

Das Sehnenblatt (1) ist bei lateraler Ansicht auf der Vorderfläche des Muskels zu erkennen. Es zieht in vertikaler Richtung als schmaler, langer Sehnenstreifen nach abwärts; die von ihm entspringenden Muskelfasern inserieren z. T. am Sehnenspiegel (2). An diesem setzen auch alle von der Konvexseite des Schädels entspringenden Muskelfasern an. Der schlanke Sehnenstreifen (2) besitzt zunächst einen annähernd horizontalen oder nach vorn leicht ansteigenden Verlauf, biegt dann am hinteren Orbitalrand mit annähernd rechtem Winkel nach ventral um und nimmt hier die laterale Fasergruppe aus der Orbita auf. Durch die rechtwinklige Abknickung wird die horizontale Zugkomponente in eine vertikale umgewandelt. Die Sehne (2) befestigt sich an dem oberen Ende der Crista lateralis des aufsteigenden Kieferastes, dicht unterhalb des Kieferköpfchens. Der Processus coronoides ist infolge der geringen Zugwirkung dieses sonst so kräftigen Muskels nur durch eine leichte Ausziehung der lateralen Crista andeutungsweise dargestellt, bei *Lepus* noch weniger als bei *Oryctolagus*.

Das an der Medialfläche des Muskels gelegene Sehnenblatt (3) wird erst nach Entfernen beider Flügelmuskeln und des größten Teiles des Keilbeins sowie des vorderen Abschnittes des Hinter-

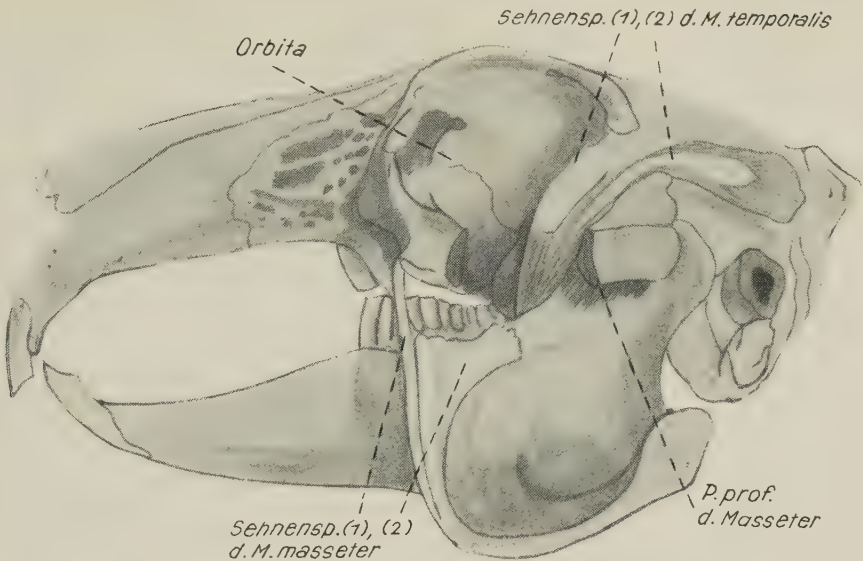


Abb. 5. Der M. masseter ist bis auf Reste der P. prof., des Sehnenspiegels (1) und (2) entfernt, der Jochbogen z. T. reseziert, M. temporalis unverändert

hauptbeines sichtbar (Abb. 6). Es ist bedeutend größer als der Sehnenspiegel (1) und ist direkt unter und medial von diesem befestigt. Das schmale Sehnenblatt zieht in vertikaler Richtung nach unten bis zum Beginn des aufsteigenden Kieferastes. Seine Fläche ist parallel zum Unterkiefer, also medio-lateral eingestellt, und die von seiner Lateralfäche entspringenden Muskelfasern befestigen sich an der medialen Fläche des aufsteigenden Unterkiefers, wo sie eine flache, ovale Knochenmulde ausfüllen. Diese liegt an der Medialfläche der Mandibel, etwa in der Mitte des aufsteigenden Kieferastes. Sie ist von einer halbmondförmigen Knochenkante begrenzt, die vorn ihre Fortsetzung aus der medialen Knochenlamelle des aufsteigenden Kieferastes findet und caudal durch den Hinterrand der Mandibel bzw. durch den nach medial umgebogenen Fortsatz am Processus articularis umgrenzt wird. Vom unteren Rande des ovalen Ansatzfeldes entspringt ein kurzer, aber breiter Sehnenspiegel (4), welcher zur weiteren Vergrößerung des Insertionsfeldes dient (Abb. 4f, 6). Die mittleren Temporalisfasern inserieren an der medialen Kante des aufsteigenden Kieferastes sowie in dem Sulcus zwischen lateraler und medialer Knochenkante. An der Crista medialis befestigt sich, unmittelbar hinter

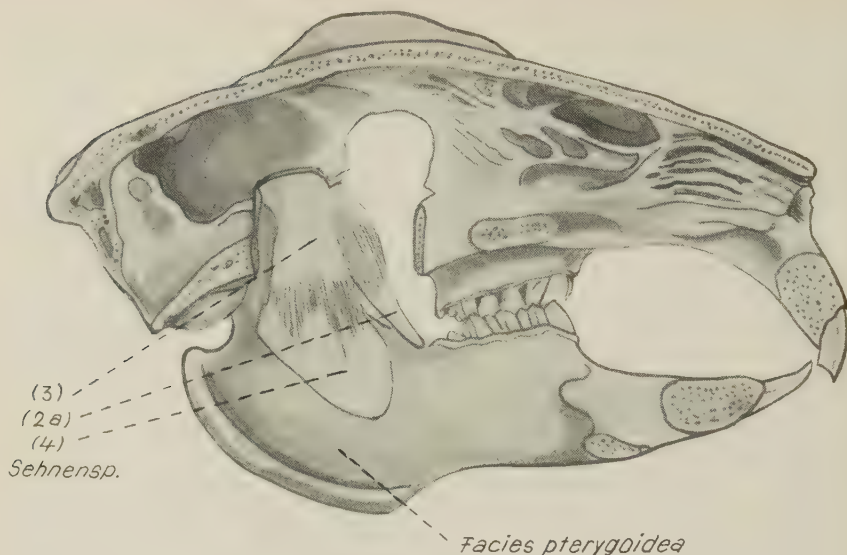


Abb. 6. Medianer Sagittalschnitt durch den Schädel von *Oryzomys*. Das Os occipitale ist ganz, das Keilbein zum größten Teil reseziert. Ansicht des M. temporalis von medial

dem letzten Molaren, noch ein rundes, strangartiges Sehnenstück (2a), dessen Insertionsstelle am Schädel durch ein kleines Tuberculum markiert ist. Damit hat der Temporalis außer der direkten Insertion der Muskelfasern am Unterkiefer zwei kräftige, runde, strangartige Ansatzsehnen (2) und (2a) sowie einen Sehnenspiegel (4).

Faserlängen, Gewicht und physiologischer Querschnitt

Die Bestimmung des physiologischen Querschnittes (Q) erfolgte auf indirektem Wege. Sie wurde aus dem Gewicht (p) und der Faserlänge (f) sowie dem spezifischen Gewicht der Muskelsubstanz (Konst.) ermittelt nach der Formel $Q = \frac{p}{f} \times \text{Konst.}$ Mittels dieser Formel hat Weber die Querschnitte vieler Muskeln bestimmt. Da das spezifische Gewicht um 1,0 liegt, kann es auch vernachlässigt werden.

Faserlängen

Zur Ermittlung der Fleischfaserlängen wurden die Muskelfasern, soweit diese makroskopisch zu trennen waren, einzeln herauspräpariert, ihre Länge mit einem Stechzirkel abgegriffen und der

ermittelte Wert in einer Strichliste eingetragen. Von jedem Muskel wurde die durchschnittliche Fleischfaserlänge errechnet, da diese je nach Lage zum Drehpunkt verschieden sein muß. In der nachfolgenden Darstellung sind die durchschnittlichen Faserlängen aller rechten Muskeln eingetragen.

Die durchschnittlichen Längen aller Muskelfasern zeigen sowohl bei *Oryctolagus* als auch bei *Lepus* trotz individueller Schwan-

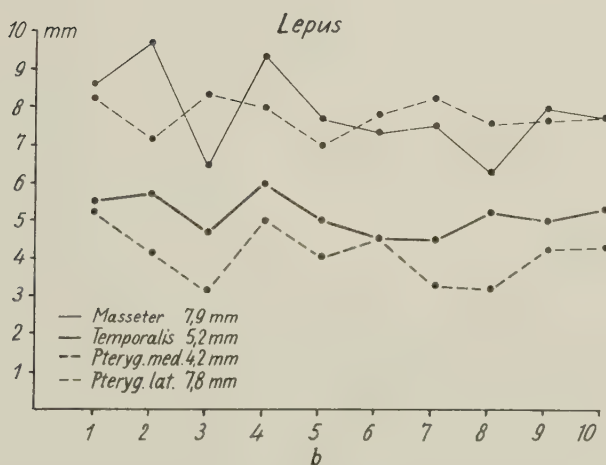
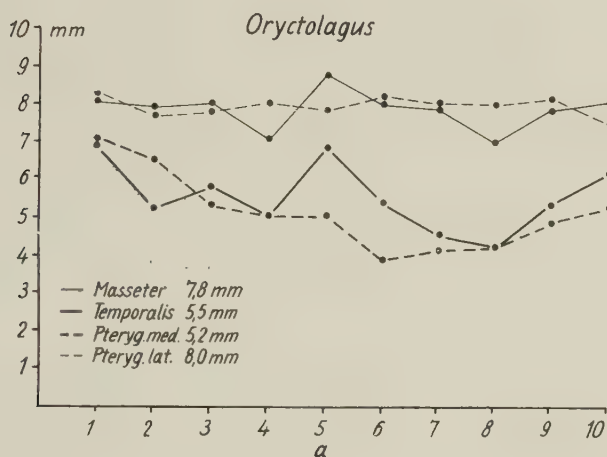


Abb. 7. Graphische Übersicht über die durchschnittlichen Faserlängen der Kaumuskeln. a) *Oryctolagus*, b) *Lepus*. Auf der Abszisse die untersuchten Präparate 1–10. Es sind nur die Rechtswerte eingetragen

kungen für Masseter und Pterygoideus lateralis annähernd gleiche Werte. Während die Fasern im Pterygoideus lateralis etwa gleich lang sind, treten beim Masseter beachtliche Längenunterschiede auf. Die rostralen Fleischfasern sind einschließlich der Pars reflexa bedeutend länger als die dem Drehpunkt des Unterkiefers, d. h. dem Kiefergelenk näher gelegenen Fasern. Die Temporalis- und Pterygoideus-medialis-Fasern haben ebenfalls annähernd gleiche Durchschnittslängen. Die vom Planum temporale entspringenden Fasern müssen einen längeren Kontraktionsweg zurücklegen als die von der hinteren Orbitalwand bzw. von den dort befestigten Sehnenspiegeln entspringenden Muskelfasern. Beim Pterygoideus medialis sind die Längendifferenzen innerhalb des Muskels nicht so sehr groß, obgleich auch hier, ähnlich wie beim Masseter, eine Längenabnahme von vorn nach hinten beobachtet werden kann. Die Differenz zwischen *Oryctolagus* und *Lepus* um durchschnittlich 1 mm möchten wir als Fehlerbreite ansehen, da die Durchsehnung keine wesentlichen Unterschiede zwischen beiden Vertretern erkennen läßt und die Schädelproportionen auch keine bemerkenswerten Differenzen aufweisen.

Die längsten Muskelfasern des Masseters, die Fasern des Pterygoideus lateralis und die langen Temporalisfasern stehen durch ihren mehr oder weniger horizontalen Verlauf vornehmlich im Dienste der Pro- und Retraktion, also Bewegungen, die bei *Oryctolagus* und *Lepus* besonders ausgeprägt sind.

Die kürzeren Fasern kommen im wesentlichen für die Adduktion und die Seitenbewegungen in Betracht. Ihre nähere Lage zum Kiefergelenk bewirkt trotz geringer Verkürzung größere Exkursionen des Unterkiefers im Molaren- bzw. Nagezahnbereich. Sie sind weit in der Mehrzahl, so daß die Adduktion entschieden kräftiger sein muß als die anteriore-posteriore Schiebebewegung des Unterkiefers.

Feuchtgewicht

Die nachfolgende Darstellung gibt eine Übersicht der Muskelgewichte ohne Sehnen. Auf die Wiedergabe der linken Gewichtswerte wurde hier verzichtet, da die Abweichungen innerhalb der Fehlerbreite liegen und keine Schlüsse auf Seitenasymmetrien zulassen. Die hinter den Muskeln angegebenen Gewichtswerte stellen ein Mittel aller Rechts- und Linkswerte dar.

Bemerkenswert ist hier der grundsätzliche Unterschied zwischen *Oryctolagus* und *Lepus*. Diese Tatsache überrascht jedoch nicht, da die untersuchten *Oryctolagus*köpfe im Durchschnitt alle größer waren als die *Lepus*köpfe. In beiden Fällen steht das Gewicht des Masseters mit großem Vorsprung vor den anderen Muskeln an erster Stelle, danach folgen *Pterygoideus medialis*, *Temporalis* und seitliche Flügelmuskeln.

Feucht- und Trockengewichte geben annähernd gleiche Verhältniswerte. Die genaueren Trockengewichtswerte sind hier graphisch dargestellt. Die gegenüberstellende Übersicht zeigt, daß der prozentuale Anteil des Masseters bei *Lepus* geringer ist als bei *Oryctolagus*, im Gegensatz zum *Pterygoideus medialis*, *Temporalis* und *Pterygoideus lateralis*.

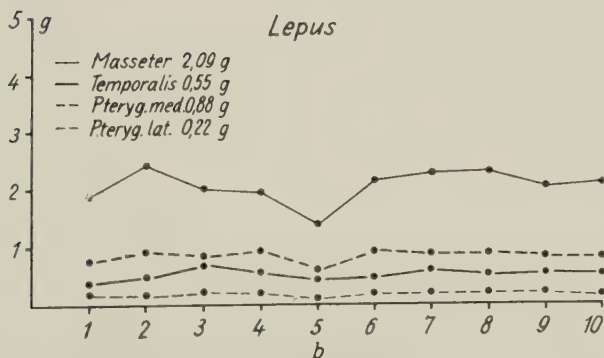
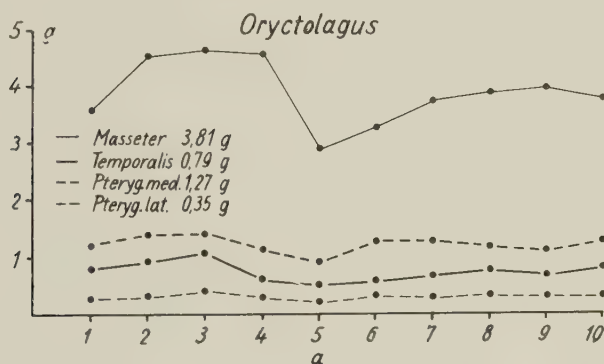


Abb. 8. Das Feuchtgewicht der Kaumuskeln von a) *Oryctolagus*, b) *Lepus*.
Anordnung wie Abb. 7

Physiologischer Querschnitt

Der aus den durchschnittlichen Faserlängen und dem Feuchtgewicht ermittelte physiologische Querschnitt beträgt für:

	Oryctolagus	Lepus
Masseter	0,49 cm ²	0,26 cm ²
Temporalis	0,14 cm ²	0,10 cm ²
Pterygoid. med.	0,24 cm ²	0,20 cm ²
Pteryg. lat.	0,04 cm ²	0,03 cm ²
	<hr/> 0,91 cm ²	<hr/> 0,59 cm ²

Da die Muskelfaserlängen bei *Oryctolagus* und *Lepus* keine wesentlichen Längendifferenzen erkennen lassen, müssen in Betracht des markanten Gewichtsunterschiedes die physiologischen Querschnitte bei *Oryctolagus* erheblich größer sein als bei *Lepus*. Daraus ist erkennbar, daß die Kraftentfaltung bei *Oryctolagus* entsprechend größer sein muß als bei *Lepus*. Der Masseter übernimmt also etwa die Hälfte der Kraftleistung aller Kaumuskeln, wohingegen das Kraftmaß des Pterygoideus lateralis eine beachtliche Minderung erfährt. Der relativ hohe Querschnittsanteil des Pterygoideus medialis ist erklärlich aus der starken Fiederung dieses Muskels.

Vergleichen wir die Querschnittswerte mit den Trockengewichten, so ergibt sich auch hier wieder die gleiche Reihenfolge. Hinsichtlich der prozentualen Anteile zeigt sich, daß die Querschnittsanteile des Masseters und des Pterygoideus lateralis kleiner sind als die Gewichtsanteile. Bei *Lepus* erreicht der Masseteranteil nicht einmal die Hälfte des Gesamtquerschnittes. Daraus geht hervor, daß die z. T. sehr großen Faserlängen im Masseter zwar den Gewichtsanteil belasten, den physiologischen Querschnitt jedoch nicht wesentlich erhöhen. Die funktionelle Bedeutung des Masseters liegt nicht allein in einer Erhöhung der Kraft, sondern in einer Vielfältigkeit der Funktion.

Der Pterygoideus lateralis entfaltet bei seinem relativ langen Kontraktionsweg eine geringe Kraft. Daher ist sein Gewichtsanteil größer als sein Querschnittsanteil.

Die anderen Muskeln zeigen eine prozentuale Querschnittszunahme, die besonders bei den Pterygoidei medialis stark hervortritt und bei *Lepus* noch bedeutsamer ist als bei *Oryctolagus*. Diese Muskeln haben infolge einer starken Durchsehnung ihren

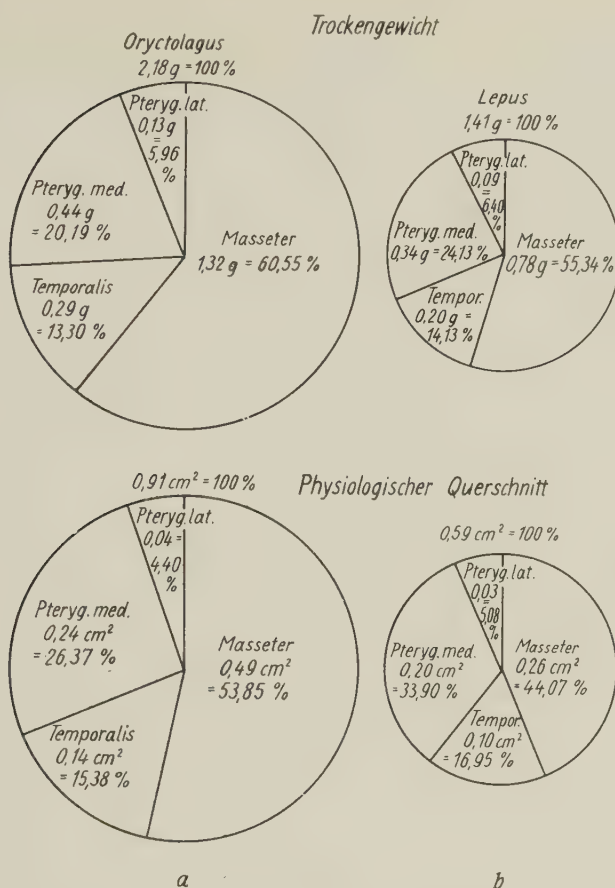


Abb. 9. Die Anteile der einzelnen Kaumuskeln am Trockengewicht und am physiologischen Querschnitt aller Kaumuskeln in % und g bzw. cm² bei a) *Oryctolagus*, b) *Lepus*

physiologischen Querschnittsanteil relativ erhöht, so daß sie einen erheblichen Kraftzuwachs bringen. Bemerkenswert ist auch der Querschnittszuwachs des sonst so schwach erscheinenden Temporalis, der infolge der vielfachen Sehneneinlagerungen zwar nur einen relativ kurzen Kontraktionsweg zurücklegt, dafür aber die Adduktionskraft entsprechend vermehrt. Die Retraktionskomponente spielt hier offenbar keine so große Rolle wie bei anderen Tieren.

Muskelresultanten und Komponenten

Masseter: Die Kauebene der Molaren bildet zur Frankfurter Horizontalen etwa eine Parallele. Zieht man zur Kauebene eine

Vertikale und bestimmt die Faserzugrichtung des Masseters, so kann man feststellen, daß diese in der Ruhestellung, d. h. bei adduziertem Unterkiefer, von der Vertikalen nach hinten abweicht. Während die vorderen und oberflächlichen Fasern fast horizontal verlaufen, nähern sich die hinteren Fasern mehr der Vertikalen oder bilden kurz vor dem Kiefergelenk sogar einen nach vorn offenen Winkel. Somit läßt sich die Zugrichtung des Muskels nur schätzen, sie wird von uns mit 45° von der Vertikalen nach hinten angenommen. Daraus folgt, daß die Kraftentfaltung des Masseters in eine gleichgroße Adduktions- und Protraktionskomponente zerlegt wird. Nimmt man die Muskelkrafteinheit mit 10 kg pro cm^2 an, so könnte die mögliche Kraftentfaltung des Masseters auf 4,9 kg (*Oryctolagus*) und 2,6 kg (*Lepus*) geschätzt werden. Davon entfallen bei *Oryctolagus* je 3,4 kg, bei *Lepus* je 1,8 kg auf die Protraktion und die Adduktion des Unterkiefers. Da jedoch der Masseter auch bei der frontalen Darstellung von der vertikalen Achse, die durch den aufsteigenden Kieferast gelegt wird, nach lateral um

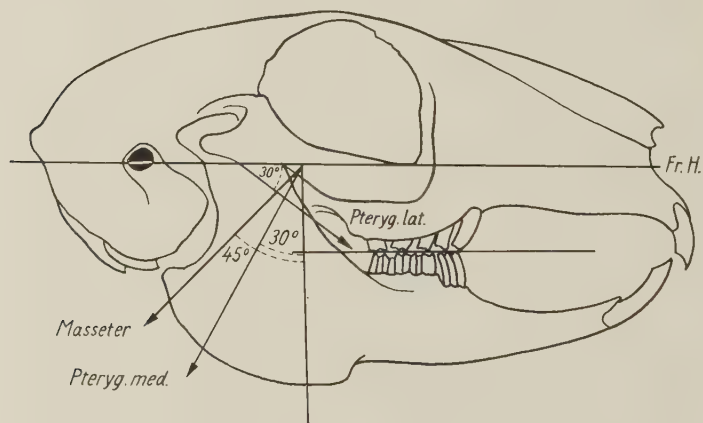


Abb. 10. Zugrichtungen der Kaumuskeln bei lateraler Projektion

schätzungsweise 15° mit seinen Fasern abweicht, entfaltet der Muskel außerdem noch eine Lateralzugkomponente, die bei Zugrundelegen der gleichen Schätzwerte für *Oryctolagus* 0,9 kg und für *Lepus* 0,5 kg beträgt. Die Retraktionskomponente wurde nicht errechnet, sie kann aber, gemessen an der Masse und Faserzug-

richtung der *P. profunda* des Masseters, in der Ruhestellung nur klein sein.

Eine Änderung des Kraftangriffes tritt natürlich bei der Bewegung des Unterkiefers ein. Bei der Protraktion nimmt die Vorschubkomponente ab, während die Adduktionskomponente in gleichem Maße zunimmt. Andererseits verstärkt sich bei maximal protrahiertem Unterkiefer die ursprünglich geringfügige Retraktionskraft, bei der Seitenverschiebung nimmt die Zugkraft auf der einen Seite zu, während sie auf der anderen Seite in gleichem Maße abnimmt.

Der *Pterygoideus medialis* zeigt bei seitlicher Projektion gleichfalls eine Abweichung seiner Zugrichtung von der Vertikalen nach hinten. Diese kann ungefähr mit 30° gemessen werden. Setzt man auch hier wieder die Schätzwerte für die mögliche Kraftentfaltung ein, so läßt sich für *Oryctolagus* (2,4 kg mögliche Kraftentfaltung) die Adduktionskraft mit 2,0 kg und die Protraktionskomponente mit 1,1 kg berechnen. Bei *Lepus* beträgt die Gesamtkraft 2,0 kg, so daß 1,7 kg auf die Adduktion und 0,96 kg auf die Protraktion entfallen. Die mediale Abweichung des *Pterygoideus* kann mit etwa 20° angegeben werden, so daß die Medialzugkomponente für *Oryctolagus* 0,7 kg und für *Lepus* 0,6 kg beträgt. Bei den verschiedenen Bewegungsphasen ändern sich auch hier die Komponenten.

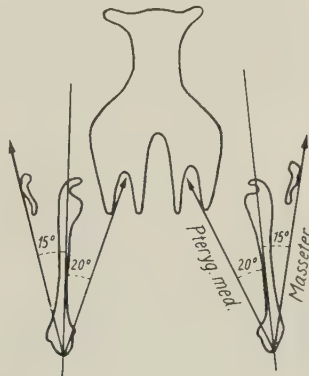


Abb. 11. Zugrichtung des Masseter und Pterygoideus medialis bei frontaler Projektion

Pterygoideus lateralis: Infolge des tiefer gelegenen Ursprunges besitzt die Zugrichtung des *Pterygoideus lateralis* nicht nur eine Abweichung von der Sagittalen nach medial, sondern auch

von der horizontalen Zugrichtung nach unten. Erstere beträgt etwa 40° , letztere bildet mit der Frankfurter Horizontalen einen nach vorn offenen Winkel von 30° . Bei einem Schätzwert von 0,4 kg Kraftentfaltung bei *Oryctolagus* entfallen demnach auf die Protraktion 0,28 kg, auf den Medialzug 0,16 kg und auf die Senkung des Unterkiefers 0,24 kg. Bei *Lepus* errechnen sich die Werte bei einer geschätzten Gesamtkraft von 0,3 kg mit 0,21 kg für die Protraktion, 0,18 kg für den Medialzug und 0,12 kg für die Senkung.

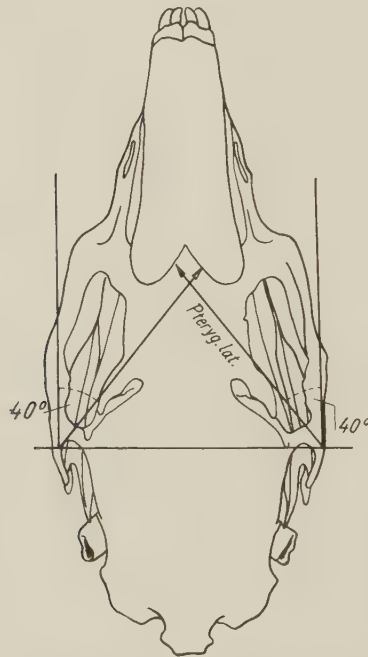


Abb. 12. Horizontalprojektion der Zugrichtung des Pterygoideus lateralis

Temporalis: Die mögliche Kraftentfaltung dieses Muskels steht vornehmlich im Dienste der Adduktion, da der größte Teil seiner Fasern einen annähernd vertikalen Verlauf zeigt. Die vom Schädeldach entspringenden Fasern verkürzen sich zwar in der Horizontalen, ihr Kraftangriff erfolgt jedoch an dem Sehnenspiegel (2), der am hinteren Orbitalrand in annähernd rechtem Winkel nach unten abgelenkt wird. Die Retraktionskomponente, die sich aus der geringen Abweichung von der Vertikalen ergibt, ist in der

Ruhestellung sehr gering, das gleiche gilt auch für die Medialzugkomponente. Bei der Protraktion des Unterkiefers nimmt erstere jedoch entsprechend zu.

Der Seitenzug am Unterkiefer kann erheblich anwachsen, wenn die Protraktionskomponenten des Masseters und der Pterygoidei bei einseitiger Muskelkontraktion zum Einsatz kommen. Desgleichen wird die Seitenbewegung durch die Retraktionskomponenten des Temporalis und M. depressor mandibulae der Gegenseite unterstützt.

Fassen wir die Hauptzugkomponenten zusammen, so zeigt sich, daß in der Ruhestellung die Hauptkraftentfaltung auf die Adduktion entfällt, an zweiter Stelle die Protraktions-, an dritter Stelle die Seitenzugkraft und an letzter Stelle die Retraktion steht und nur ein geringer Teil der möglichen Kraftentfaltung die Senkung des Unterkiefers unterstützt. Die Kaubewegungen stellen natürlich einen komplexen Vorgang dar, in welchem die hier errechneten Komponenten nur Anhaltspunkte sein können, da bei jeder Abweichung aus der Adduktionsstellung des Unterkiefers, d. h. also bei der Kieferbewegung, unübersehbare Änderungen der Faserverlaufsrichtung auftreten.

Zusammenstellung der Werte:

	Oryctolagus	Lepus
Adduktion (Masseter, Pteryg. med., Temporalis)	13,2 kg	8,5 kg
Protraktion (Masseter, Pteryg. med., Pteryg. lat.)	9,7 kg	5,9 kg
Lateralzug (Masseter, Pteryg. med., Pteryg. lat.) (durch einseitige Protraktion verstärkt)	6,75 kg (1,9) (4,85)	4,25 kg (1,3) (2,95)
Retraktion (Temporalis, P. prof. des Masseters geschätzt)	1,0 kg	0,7 kg
Senkung (Pteryg. lat.)	0,3 kg	0,2 kg

Zum Schluß noch eine Bemerkung zu den Angaben von H. Ganzer über die Bewegung des Unterkiefers der Nager, der diese wie folgt zusammenfaßt:

„1. Beim Beißen und Nagen wird der Kiefer bei Öffnung des Maules nach vorn geschoben, bei Schließung des Maules nach hinten gezogen. 2. Beim Kauen findet eine Knirschbewegung in transversaler Richtung statt, eine Kaubewegung in longitudinaler Richtung besteht nicht.“

Hierzu ist zu bemerken, daß alle Muskeln, welche die Kieferöffnung bewirken, mit Ausnahme des *Pterygoideus lateralis*, ihren Ursprung oder Ansatz hinter und unter dem Kiefergelenk haben, so daß bei der Senkung des Unterkiefers außer der depressorischen Komponente außerdem noch eine Retraktionskomponente auftreten muß. Die Retraktionskomponente bewirkt bei der Öffnungsbewegung weniger ein aktives Zurückziehen des Unterkiefers, sondern mehr eine Drehbewegung des Kieferköpfchens im Kiefergelenk, indem das vordere Ende der Gelenkfläche an der *Fossa articularis* ein Widerlager findet. Eine Luxation des *Capitulum mandibulae* wird durch die passiv gedehnten Kaumuskeln und die kräftige Gelenkkapsel verhindert.

Kieferköpfchen und Gelenkpfanne sind verschieden groß. Die unter dem *Processus zygomaticus ossis temporalis* gelegene Gelenkpfanne besteht aus einem in transversaler Achse nach unten konkaven schmalen Bogen, welcher nur das verbreiterte vordere Ende des Gelenkköpfchens überdacht. Das längere hintere, schmal auslaufende Ende des sagittal gestreckten Kieferköpfchens wird von der Gelenkkapsel überdacht. Da der Unterkiefer als zweiarmer Hebel aufzufassen ist, dessen Drehpunkt am vorderen Rand des Kieferköpfchens liegt, muß bei Senkung des vorderen, zahntragenden Hebelarmes der hintere kürzere, durch die sagittale Kieferwalze gebildete Hebelarm nach oben entweichen. Diese Bewegung könnte bei einer vollkommenen knöchernen Überdachung des Kieferköpfchens nicht erfolgen, wohingegen eine bindegewebige Kapsel, die ohnehin keinen Druck abzufangen hat, diesen Exkursionen nachgeben kann. Die vollkommene Form des Scharniers finden wir bekanntlich bei den Carnivoren durch eine runde transversale Kieferköpfchenwalze, die bei manchen Vertretern (Dachs) von den knöchernen Gelenkklippen bis über ihren Äquator umfaßt wird. Bei der normal weiten Öffnungsbewegung erfolgt nur eine Drehung des Kieferköpfchens. Erst bei maximaler Kieferöffnung am mazerierten Schädel kommt es zu einem Vorwärtsgleiten des Kieferköpfchens in der sagittalen Achse.

Der Kieferschluß ist nicht allein ein Vorgang der Adduktion, sondern hier spielen die starken Protraktionskräfte mit, die bei maximaler Kieferöffnung am größten sind. Für *Hydrochoerus capybara* teilt A. Müller mit, daß, je stärker in der Ausgangsstellung der Kiefer geöffnet ist, die Masseterfasern um so steiler stehen, so daß die Kieferschlußwirkung kräftiger und die vorschiebende Komponente geringgradiger sei. Obgleich zwischen den Masseteren von *Hydrochoerus* und *Oryctolagus* beachtliche morphologische Unterschiede hervortreten, trifft diese Annahme für den größten Teil der Masseterfasern sicher nicht zu.

Zusammenfassung

1. Die Kaumuskeln von *Oryctolagus* und *Lepus* besitzen den gleichen Bauplan.

2. Alle Kaumuskeln, mit Ausnahme des *M. pterygoideus lateralis*, sind vielfach gefiederte Muskeln. Der Fiederung liegt ein Sehnensystem zugrunde.

3. Der Masseter besitzt 5, der *Pterygoideus medialis* 4 Sehnenspiegel, die teilweise doppellamellig angeordnet sind und mehrere Sehnentaschen bilden. Beim *Temporalis* finden sich 4 Sehnen, sein Ansatz erstreckt sich weit auf die Medialfläche des aufsteigenden Unterkieferastes.

4. Die Muskelfasern des Masseters und *Pterygoideus lateralis* haben gleiche durchschnittliche Längen. Die *Temporalis*- und *Pterygoideus medialis*-Fasern sind deutlich kürzer als die erstgenannten.

5. Gewicht und physiologischer Querschnitt des Masseters sind von allen Kaumuskeln am größten. Danach folgt der *Pterygoideus medialis*, *Temporalis* und *Pterygoideus lateralis*. Bei *Oryctolagus* sind die Werte höher als bei *Lepus*, der Querschnittsanteil des Masseters ist kleiner als bei *Oryctolagus*.

6. Die aus Querschnitt und Muskelzugrichtung errechneten Komponenten der Muskeln ergeben, daß die Adduktion und Protraktion des Unterkiefers aus der Ruhestellung am kräftigsten ist, die laterale Zug- und die Retraktionskomponente dagegen relativ klein sind. In geringem Grade unterstützt der *Pterygoideus lateralis* die Senkung des Unterkiefers.

7. Der Unterkiefer ist als zweiarziger Hebel zu betrachten, dessen Drehpunkt am vorderen Ende des Kieferköpfchens liegt.

Schrifttum

- Alezais, H.: Etude anatomique du cobaye: *Cavia cobaya* (Suite et fin). Journ. d. l'Anat. et de la Physiol., T. 34, 35, 37, 38. Paris 1898–1903.
- Allen, H.: On the Temporal and Masseter Muscles of Mammals. Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia (1880) 385–396.
- Bluntschli, H., und H. Schreiber: Über die Kaumuskulatur. Fortschr. d. Zahnheilk. Thieme, Leipzig, 5, 1 (1929) 1–32.
- Ellenberger, W., und H. Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 16. Aufl., Berlin 1926.
- Forster, A.: Le masséter et la ptérygoidien externe chez certains rongeurs (cobaye, rat, lapin). Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol. Strasbourg IX/X (1928/29) 191–226.
- Ganzer, H.: Über die Bewegungsbahn des Unterkiefers, insbesondere beim Menschen und bei den Nagetieren. Sitzungsber. der Ges. naturforschender Freunde, 156–164. Berlin 1908.
- Gerhardt, U.: Das Kaninchen. Leipzig 1909.
- Höfer, H.: Das Kiefergelenk der Rodentier nebst Bemerkungen über Unterkiefer und Beahnung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 47, 4 (1911) 431–496.
- Krause, W.: Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Hinsicht. Leipzig 1868.
- Kunstler, M. J.: L'appareil Masticateur chez les Rongeurs. Annales des Sciences naturelles, Zoologie Tome IV, 150–166. Paris 1887.
- Kühlhorn, F.: Anpassungserscheinungen am Kauapparat bei ernährungsbiologisch verschiedenen Säugetieren. Zool. Anz. 121, 1/2 (1938) 1–15.
- Leche, W.: Säugetiere. Bronn's Klassen und Ordnungen. 6, 5, 684–700. Leipzig 1874–1900.
- Meinertz, Th.: Die Trigemini-muskulatur beim Kaninchen. Zool. Jb., Abt. Anat. 68 (1943) 415–440.
- Müller, A.: Die Kaumuskulatur des Hydrochoerus capybara und ihre Bedeutung für die Formgestaltung des Schädels. Morph. Jb. 72 (1933) 1–59.
- Parsons, F. O.: Myology of Rodents. Pt. 2, An Account of the Myology of the Myomorpha together with a Comparison of the Muscles of the various Suborders of Rodents. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1, 159–192. London 1896.
- Pfuhl, W.: Die gefiederten Muskeln, ihre Form und ihre Wirkungsweise. Z. Anat. u. Entw.gesch. 106 (1937) 749–769.
- Schumacher, G. H.: Funktionelle vergleichende Morphologie der Kaumuskulatur. Fischer, Jena (im Druck).
- Starck, D., und H. Wehrli: Die Kaumuskulatur von *Marmota marmota* L. Zeitschr. f. Säugetierkd. 10 (1935) 33–38.
- Terra, de, P.: Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. Fischer, Jena 1911.
- Teutleben, E. v.: Über Kaumuskeln und Kaumechanismus bei den Wirbeltieren. Arch. f. Naturgesch. 40. Jahrg., I (1874) 78–111.

- Toldt, C.: Der Winkelfortsatz des Unterkiefers beim Menschen und bei Säugetieren und die Beziehung der Kaumuskulatur zu demselben. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. **113** (1904), **43** und **114** (1905) 315.
- Tullberg, T.: Über das System der Nagetiere. Nova acta reg. societ. scientiarum Upsalensis, Ser. III, Vol. XVIII. 1899.
- Weber, R.: Vergleichende Anatomie der Molaren von *Lepus cuniculus* und *Cavia cobaya*. D. M. f. Z. **9** (1925) 245.
- Wetzel: Das Verhalten der Nagezähne des Kaninchens in Wachstum und Funktion. Med. Klin. 1931, H. 43. — Ref. D. Z. W. 1932, H. 6, S. 321.

Prof. Dr. Dr. G. H. Schumacher
Anatomisches Institut
Rostock, Gertrudenstraße 9

Vergleichende Untersuchungen am Schädel von *Tupinambis* und *Varanus* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Kinetik^{1, 2}

Von

H. Hofer

Mit 9 Abbildungen

(Eingegangen am 3. August 1959)

I.	Einleitung	706
II.	Die Schädelsegmente und ihre Verbindungen	710
1.	Die Beugungslinien	710
2.	Die Gelenke zwischen dem Palatoquadratum und dem Neurokranium	716
3.	Gelenke innerhalb des Palatoquadratum	726
III.	Die Spangen des Dermatokranium und ihre Beziehungen zur Kinetik bei <i>Tupinambis</i> und <i>Varanus</i>	730
IV.	Oberkiefer und Gaumen	734
V.	Zusammenfassung	742
VI.	Schrifttum	744

I. Einleitung

In den Sammlungen des Senckenbergischen Museums befindet sich eine größere Serie von Schädeln von *Tupinambis teguixin* ver-

¹ Herrn Professor R. Mertens in Verehrung und Dankbarkeit zugeeignet.

² Ausgeführt mit einer Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Jahre 1952, der ich hierfür zu Dank verpflichtet bin. — Die Untersuchungen wurden im Natur-Museum Senckenberg durchgeführt. In überaus entgegenkommender Weise wurden mir von Prof. Mertens die umfangreichen Sammlungen von Reptilschädeln, die dieses Museum besitzt, zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm von Herzen danke. Ferner danke ich Prof. D. Starck und seinen Mitarbeitern, die mir ergänzende Untersuchungen an der Dr. Senckenbergischen Anatomie ermöglichten.

schiedener individueller Altersstufen. An diesen ließ sich ein klarer Übergang darstellen, von Schädeln von Jungtieren, die noch kinetisch sein könnten, zu solchen von alten Tieren, die es bestimmt nicht mehr waren. Gelegentlich eines längeren Aufenthaltes in Frankfurt hatte ich die Möglichkeit diese Schädel im Vergleich mit denen anderer Lacertilia, besonders mit *Varanus*, von welcher Gattung eine umfassende, einmalige Sammlung dort vorliegt, eingehend zu untersuchen.

Versluys beschäftigte sich in seinen klassischen Arbeiten über das Problem der Kinetik des Schädels auch mit *Tupinambis*. Aus seinen Angaben geht hervor, daß er stets nur Schädel sehr junger Individuen untersuchen konnte, nicht aber verschiedene Altersstadien. Versluys (1910, S. 177) sucht nachzuweisen, „daß das Öffnen des Maules nicht lediglich durch Senkung des Unterkiefers, sondern daneben auch durch eine Hebung des Oberkiefers erreicht wird“, welche durch die Kontraktion der Protractor-Gruppe der C_1 -d-Muskulatur („Schädel-Pterygoid-Muskeln“ nach Versluys) bewirkt wird, die das Pterygoid und mit ihm das Quadratum nach vorne ziehen. Diese Muskeln setzen bei Echsen nur am Pterygoid an (*M. protractor pterygoidei*) und ziehen mit diesem das Quadratum nach vorne. Bei Vögeln, bei denen die Kinetik erheblich mehr durchgebildet ist, findet sich ein funktionell leistungsfähigerer Zustand, bei dem ein Teil der Protractormuskeln am Quadratum inseriert (*M. protractor quadrati*); vgl. hierzu Versluys, 1936; Lakjer, 1926; Hofer, 1950; Fiedler, 1951; Inge Poglayen-Neuwall, 1952, 1954 u. a.). Versluys dachte auch bei Lacertiliern an eine aktive Hebung des Oberkiefers, die dadurch zustande kommt, daß die von den erwähnten Muskeln nach nasal gezogenen und in den Basispterygoidgelenken beweglichen Pterygoidea auf den Oberkiefer den Druck ausüben, der ihn um eine auf die Medianebene senkrecht stehende Achse nach oben dreht. Die Bewegung erfolgt nach Versluys entweder zwischen den Parietalia und Supratemporalia einerseits und den Supraoccipitalia und Proc. parotici andererseits („Hintere Beugungslinie“), oder aber sie erfolgt auch noch „zwischen den Augenhöhlen“ (l. c. S. 195). In dieser nicht näher bestimmbar, weil bei verschiedenen Gattungen variablen Region, liegt die „Vordere Beugungslinie“. Versluys unterschied in seinen Arbeiten, die das alte Problem der Streptostylie völlig neu gestalteten, mehrere kinetische Typen, die nach der Lage der jeweils funktionierenden Beugungslinien gekennzeichnet werden.

Der erste und für Versluys ursprünglichste Typus der Kinetik wäre die Metakinetik, bei der nur eine hintere Beugungslinie besteht, in der das ganze Schädeldach gehoben würde. Da damals noch kaum Fossilmaterial der für diese Frage entscheidenden ursprünglichen Formenkreise der Crossopterygii und Amphibien in ausreichendem Umfang vorhanden war, konnte Versluys die weiteren Formen der Kinetik kaum anders als von einem solchen hypothetischen Zustand ableiten. Inzwischen hat sich in keinem Falle ein metakinetischer Zustand nachweisen lassen. Auch bei den primitiven Crossopterygii erfolgt die Bewegung zwischen Otico-Occipitale und Ethmo-Sphenoid und nicht am Hinterrande der Regio occipitalis des Schädels.

Bei der Amphikinetik ist die hintere Beugungslinie noch funktionell, aber dazu kommt noch eine verschieden gelegene vordere Beugungslinie. Die Hebung des Oberkiefers erfolgt also aus zwei Beugungslinien heraus. Als Beispiel eines solchen amphikinetischen Zustandes führt Versluys *Uromastix* und *Tupinambis* an. Aus diesem Grunde war es wertvoll, *Tupinambis* untersuchen zu können. Die Amphikinetik ist nur sinnvoll, wenn man von einem metakinetischen Zustand ausgeht, um zu dem der Mesokinetik zu gelangen. Solange man in einer etwa in Höhe der Orbitae liegenden Beugungslinie einen abgeleiteten kinetischen Zustand erblickte, konnte man nach einem zur Metakinetik vermittelnden Typus suchen. Daher ist verständlich, daß Versluys einen solchen in der Amphikinetik erblickte. Da wir heute wissen, daß aus phylogenetischen Gründen eine orbital liegende Beugungszone viel wahrscheinlicher beim kinetischen Tetrapodenschädel ursprünglich vorhanden war, hat die Amphikinetik als überleitender Zustand an Bedeutung verloren. Dabei stößt man auf eine methodische Schwierigkeit. Bei extrem kinetischen Schädeln (Vögel, Schlangen) läßt sich eine aktive Bewegung der Schädelteile gegeneinander leicht beweisen. Die Bewegungen zwischen dem neurokranialen Okzipitalabschnitt des Schädels und dem ihn bedeckenden Dermaldach lassen sich aber nicht unter Beweis stellen. Versluys hat diese Schwierigkeit selbst erkannt. Der Nachweis einer anatomisch eindeutigen hinteren Beugungslinie genügt nicht als Nachweis der in ihr vermuteten Bewegungen. Auch wenn sich am aufgeweichten Bänderpräparat manuell Bewegungen hervorbringen lassen, so beweist das noch nicht, daß sie aktiv im Leben durchgeführt wurden; eine passive Beweglichkeit würde dadurch nahegelegt. Bei *Varanus* findet sich

eine wohldifferenzierte hintere Beugungslinie, die das Okzipitalsegment scharf vom Schädeldach scheidet. Auf Grund dieses Befundes könnte man auf eine Beweglichkeit zwischen den beiden Teilen schließen. Ich konnte an mehreren aufgeweichten Bänderpräparaten die Beweglichkeit überprüfen und fand sie nach erheblicher Belastung minimal. Im Leben wird aktiv in dieser Zone keine Bewegung stattfinden. Bei extremer Belastung, etwa bei Kämpfen könnte vielleicht eine geringe Verschiebung vorkommen. Auch de Jong (1927, S. 68) hat an *Varanus komodoensis* feststellen können, daß die Verbindung des Parietale mit dem Supraoccipitale eine feste ist, die er in Gegensatz zur Fronto-Parietalverbindung bringt, die eine lockere sei. Auch de Jong ist der Auffassung, daß *Varanus* mesokinetisch ist. Dieses Beispiel zeigt, wie vorsichtig man bei der Deutung der hinteren Beugungslinie sein muß. Ich glaube darum, daß auch die Amphikinetik kein natürlicher kinetischer Zustand ist.

Mesokinetisch ist nach Versluys ein Schädel, bei dem nur eine vordere Beugungslinie funktioniert, die sehr verschieden gelagert sein kann. Bei den Eidechsen liegt sie meist in der Fronto-Parietalnaht. Versluys wußte bereits, daß die Mesokinetik sehr vielgestaltig ist und daß bei Vögeln und Schlangen Sonderformen vorliegen, die durch die praeorbital liegende Beugungszone gekennzeichnet sind. Ich habe den Zustand der Vögel, bei denen die Fissura craniofacialis interethmoidal liegt, als prokinetisch bezeichnet, unter Verwendung eines Ausdruckes von Moller (1930). Von diesem leitet sich eine kinetische Sonderform ab, bei der die Biegung vor dem Ethmoidalskelett erfolgt, so daß die ursprüngliche Fissura craniofacialis knöchern geschlossen wird. Diesen bei Laro-Limicolae und, in etwas abweichender Ausbildung auch bei Ratiten und Crypturigen gefundenen Zustand, den Moller ursprünglich mit dem Begriff der Prokinetik kennzeichnete, nannte ich rhynchokinetisch (Hofer, 1949, 1954). Die Rhynchokinetik ist hier für die Beurteilung der Warane, bei denen ein funktionell analoger Zustand auftritt, wichtig.

Auf Beweglichkeit innerhalb des Unterkiefers soll in diesem Zusammenhang nicht eingegangen werden. Bei Fischen, Reptilien und Vögeln ist eine gesonderte Beweglichkeit des Dentale mitunter möglich. Dabei handelt es sich um ein seitliches Ausschwenken der im Quadrato-Articular-Gelenk geführten Unterkieferäste. Da das Dentale in lockerer Verbindung mit den caudal anschließenden

Knochen steht, kann die Erweiterung des Mundbodens weiter gehen, als es durch die Unterkiefergelenke gestattet würde. Diese Beweglichkeit ist bei Formen besonders ausgeprägt, die große, lebende Beute bewältigen. Bei den Vögeln ist sie ausgeprägt bei *Phalacrocorax*, unter den Eidechsen am stärksten bei *Varanus* (Versluys, de Jong). Es fragt sich nun, ob in dieser lockeren Knochenverbindung, abgesehen von den nach lateral hin erfolgenden Bewegungen, auch solche in dorso-ventraler Richtung erfolgen können. Die Unterkieferspitze würde dann, sowohl nach dorsal als auch nach ventral weiterer Exkursionen fähig sein, als es der Fall wäre, wenn die Bewegung nur aus dem Unterkiefergelenk heraus erfolgte. Welche Bedeutung dieser Frage für das morphologische Verständnis der Entstehung des sekundären Unterkiefergelenkes zukommt, bedarf keiner Erklärung. Nun konnte de Jong an einem Unterkiefer von *Varanus komodoensis* unmittelbar nach dem Tode feststellen, daß „außer einer beträchtlichen Beweglichkeit in transversaler Richtung eine geringe, aber immerhin doch recht deutliche Bewegung in vertikaler Richtung möglich war“ (de Jong, 1927, S. 67). An aufgeweichten Schädeln von *V. salvator* — für welche Form ich es ebenfalls bestätigen kann —, und *V. niloticus* konnte de Jong eine geringe Beweglichkeit feststellen.

Das Problem, das sich damit verbindet, ist die auch von de Jong aufgeworfene Frage, ob diese Beweglichkeit nur passiv erfolgt, oder auch aktiv hervorgerufen werden kann. Damit überschreiten wir den Rahmen unseres Problems und betreten das noch weiterer Untersuchungen bedürftige Problem der Streptognathie (Lubosch), das hier nicht diskutiert werden soll.

II. Die Schädelsegmente und ihre Verbindungen

1. Die Beugungslinien

Bei *Tupinambis* und *Varanus* ist das occipitale Segment vom maxillaren klar gesondert. Ersteres umfaßt den Ring der Occipitalia, die knöchernen Ohrkapseln und die Sphenoide, von denen ein Orbitosphenoid mitunter verknöchert auftreten kann. Das maxillare Segment — die Bezeichnung stammt von Versluys —, wird vom Dermalschädel, dem ethmoidalen Teil des Neurokranium und dem Palatoquadratum gebildet, dem der Unterkiefer angeschlossen ist. Das Neurokranium wird daher in einen ethmoidalen und einen occipitalen Teil zerlegt, die beide verknöchern können,

aber voneinander durch eine Region geschieden werden, in der das Neuralskelett nur bindegewebig oder knorpelig bestehenbleibt. Am Schädel entsteht dadurch ein Spalt, die Fissura cranio-facialis, die beim mesokinetischen Echsenschädel in Höhe der Orbitae liegt, der die Bewegungen der beiden Schädelsegmente gegeneinander ermöglicht. Er muß so lange erhalten bleiben, als der Schädel kinetisch ist.

Die „Segmente“ des kinetischen Schädels bezeichnen nicht morphologisch-homologe Abschnitte, sondern analoge Teile. Das Occipitalsegment ist der an der Wirbelsäule fixierte Teil an dem die Bewegungen des maxillaren Segmentes erfolgen. Es hängt daher von der Lage der Zone ab, in der die Bewegungen erfolgen, was zu dem fixierten (occipitalen) und was zu dem beweglichen (maxillaren) Segment gehört. Da Versluys von einem metakinetischen Schädel ausging, definierte er die Segmente in der oben gegebenen Form. Beim mesokinetischen Schädel gehört zum fixierten, occipitalen Segment auch ein Teil des Dermalschädels, nämlich das Parietale, eventuell auch der obere Jochbogen; vgl. dazu das S. 730 bei *Varanus* ausgeführte. Beim Vogelschädel ist der ganze Hirnschädel das occipitale Segment.

Der nicht glücklich gewählte Terminus Fissura cranio-facialis stammt aus der älteren Literatur und wurde meines Wissens zuerst für die analoge Aussparung am Vogelkopf geprägt. Er wird hier beibehalten, weil er keine festgelegte morphologische Bedeutung hat und eben deshalb geeignet erscheint, Analoges zu bezeichnen. Bei verschiedenen kinetischen Typen liegt der Spalt unterschiedlich, was bereits Versluys (1910, S. 197) hervorhob. Bei mesokinetischen Reptilschädeln liegt er in Höhe der Orbitae, bei prokinetischen Vogelschädeln liegt er praeorbital.

Der durch das Occipitalsegment im Sinne von Versluys gebildete Knochenring umschließt einen geringen Teil des Gehirnes und die beiden Ohrkapseln; er öffnet sich nach hinten durch das For. occipitale magnum in den Wirbelkanal, nach nasal durch eine unregelmäßig gestaltete, weite Apertur in die membranös-knorpelige Hirnkapsel, die den überwiegenden Teil des Gehirnes beherbergt und dorsal durch das Parietale, teilweise auch das Frontale abgedeckt ist. Die hinter den Bulbi oculorum wie ein Vorhang nach medial zusammenschlagenden Wände der Hirnkapsel enthalten als Skelettelement das Orbitosphenoid; sie werden von

ventral durch das Septum interorbitale und das hautknöcherne Rostrum sphenoidum (parasphenoidei, Proc. cultriformis) gestützt. Den nasalsten Abschnitt des Bodens der Hirnkapsel bildet das Planum suprasedale. In dem Bereich dieser Bildungen erfolgen bei mesokinetischen Schädeln die Bewegungen des ethmoidalen gegen den occipitalen Abschnitt des Neurokranium, natürlich gemeinsam mit den Bewegungen der entsprechenden Teile des Außenskelettes und des Kiefers. Deshalb verknöchern sie überhaupt nicht oder nur teilweise, so daß die Einzelelemente miteinander nur membranös in Verbindung bleiben. Daher sind an mazerierten Schädeln diese oftmals verloren worden, so daß von solchem Material allein nicht auf ihr tatsächliches Fehlen geschlossen werden kann. Bei Waranen ist das Orbitosphenoid nur selten am Skelettschädel erhalten (Bahl, 1937, S. 149; Mertens, 1942, S. 135). Abgesehen von den schon von Mertens mitgeteilten Befunden fand ich es bei einem sehr großen Schädel (Museum Wiesbaden) von *V. niloticus*. Es bildet eine paarige, halbmondförmige Knochenbrücke, die das Foramen fasc. opticorum einfaßt. Mit dem Basis- und Parasphenoid nimmt es keine knöcherne Verbindung auf, wohl aber erfolgt eine Anlagerung an die paarigen Ventralfortsätze der Frontalia, die nach medial zu ziehen, um sich zu berühren, bei manchen Formen jedoch um in der Mittellinie zu verschmelzen. Spuren eines knöchernen Planum suprasedale sind nicht vorhanden. Bei *Tupinambis* zeigte nur das älteste Stück, dessen Schädel völlig akinetisch geworden ist, Ossifikationen des Orbitosphenoid und des Planum suprasedale. Vom dorso-lateralen Rand des Basisphenoid, also ventral des Prooticum, ferner von den paarigen, freien Fortsätzen des Basisphenoid, die lateral die nach vorn offene Hypophysengrube überragen, bei Waranen sind sie weniger deutlich, und vom basisphenoidalen Dorsalrand („Dorsum sellae“) der Hypophysengrube zwischen den genannten Fortsätzen, erhebt sich in der Verlaufsrichtung des Proc. parasphenoidei eine frei in den Schädelraum hineinragende Knochenplatte, die, abgesehen vom Basisphenoid, mit keinem Knochen in Kontakt kommt, obwohl sie mit den lateralen Rändern in nächste Nähe des Prooticum reicht. Diese Knochenplatte, die das Foramen fasc. opticorum umrahmt und gemeinsam mit dem Prooticum das Foramen für die Trigeminiwurzel bildet, ist das umfangreich verknöcherte Orbitosphenoid. Nasal davon findet sich ein unpaarer, rinnenförmiger Knochen, der hinten dicht an die nasalen Fortsätze des Orbito-

sphenoid herantritt, aber nicht mit ihnen verschmilzt; er synostotisiert mit dem Frontale, verbindet sich aber mit dem Parietale nur syndesmotisch. Es kann sich hier nur um das Planum supraseptale handeln, das nach nasal eine kleine, dorsal durch das Frontale gedeckte Öffnung bildet, durch die der Tractus olfactorius zur Nase zieht und den Boden des vordersten Abschnittes der Hirnhöhle darstellt. Ossifikation des Planum supraseptale und des Orbitosphenoid konnten nur an dem einen, sehr alten Exemplar von *Tupinambis* gefunden werden, wo sie auch nicht untereinander in synostotische Verbindung traten. Hierin lassen sie noch kinetischen Typus erkennen, auch wenn der diese Strukturen aufweisende Schädel schon akinetisch geworden ist, denn solange ein knöchernes Orbitosphenoid und Planum supraseptale nicht in starren Konnex miteinander treten, sind zwischen ihnen noch geringe Bewegungen möglich.

Die Morphologie dieser Region bei Eidechsen ist noch völlig unaufgeklärt, da die ontogenetischen Untersuchungen meist ältere Stadien unberücksichtigt lassen, während an mazerierten Schädeln die fraglichen Bildungen fast immer fehlen. Daher ist die Frage nicht zu beantworten, ob nicht in den Ventralkanten der Frontalia bei Waranen Teile des Planum supraseptale aufgenommen worden sind.

Maxillares und occipitales Segment sind miteinander durch Syndesmose (Supraoccipitale — Parietale, Proc. paroticus — Supratemporale, Parietale — Proc. rostralis dorsalis prootici, dorsale Bandverbindung des Epipterygoid) oder Diarthrose (Basipterygoidgelenk, oticales Quadratgelenk) verbunden, so daß am mazerierten Schädel das occipitale aus dem maxillaren Segment herausgezogen werden kann, sofern nicht ausgedehnte Synostosen vorliegen. Vermutlich war die Isolierbarkeit der beiden Segmente voneinander ein besonderer Hinweis für Versluys, eine Meta- und Amphikinetik anzunehmen. Nun wurde bereits darauf hingewiesen und Versluys war sich der Tatsache auch bewußt, daß darin noch kein Beweis für eine aktive Beweglichkeit erblickt werden kann. Zur genauen Kenntnis der erwähnten Knochenverbindungen liegen bisher nur wenige Angaben vor (Versluys, 1910, S. 195; 1912, S. 584; 1936, S. 744; Bellairs, 1949, *Anniella*, *Anguis*; Bradley, 1903, *Varanus*; Brock, 1941, *Acontias*; de Villiers, 1939, *Acontias*; El-Toubi, 1938, *Scincus*; Haas, 1936, *Chalcides* (*Seps*), Kritzinger, 1946, *Monopeltis*; Malan, 1940, *Gerrhosaurus*;

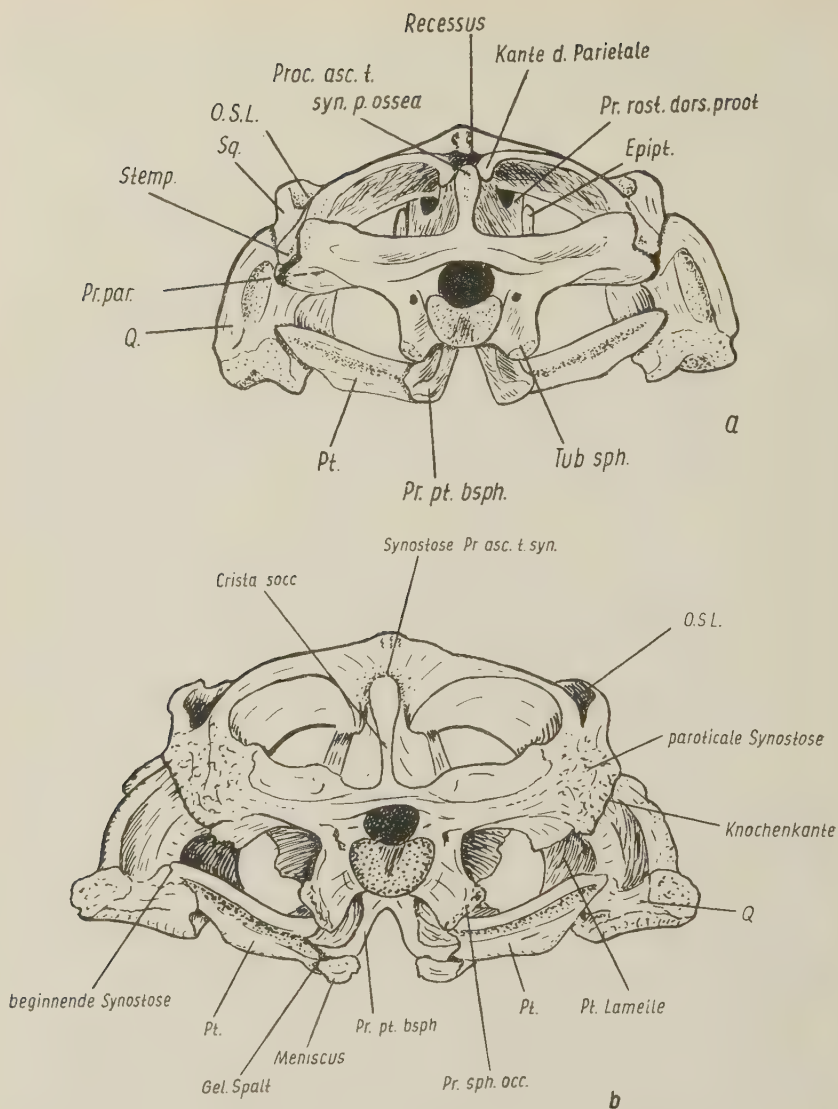


Abb. 1. Occipitalansicht des Oberschädels von *Tupinambis teguixin*.

a) Jüngeres Tier mit noch erhaltenen Knochennähten. SMF Nr. 33 240

b) Sehr altes Tier; Achte auf die Synostosen; SMF Nr. 33 242

Crista socc = Dorsale Crista am Supraoccipitale; Epript = Epipterygoid; Gel. Spalt = Gelenkspalt des Basispterygoidgelenkes, Einblick von hinten; Meniscus = Meniscus im Basispterygoidgelenk; OSL = Obere Schläfenlücke; Pr. par. = Processus paroticus; Pr. asc. t. syn. = Processus ascendens tecti synotici pars ossea; Pr. pt. bsph. = Processus pterygoideus basisphenoidei; Pr. rost. dors. proot. = Processus rostralis dorsalis des Prooticum; Pt = Pterygoid; Pt. Lamelle = Pterygoidlamelle des Quadratum; Q = Quadratum; Recessus = Recessus am Occipitalrand des Parietale, in den der knorpelige Teil des Proc. ascendens tecti synotici hineinreicht; Sq = Squamosum; Stemp. = Supratemporale

Merwe, *Acontias*; Pletzen, 1946, *Cordylus*; Zangerl, 1944, *Amphisbaenidae*). Insbesondere fehlen noch genauere mikroskopische Analysen, so daß nicht immer sicher ist, zu welcher Art von Knochenverbindungen sie zu zählen sind. Auch über individuelle Altersveränderungen, die sehr wesentlich sind, wie eben *Tupinambis* zeigt, ist noch nichts bekannt.

Als „Hintere Beugungslinie“ bezeichnet Versluys die hinteren Verbindungen zwischen Maxillar- und Occipitalsegment. In ihnen sollen die Bewegungen ausgeführt werden, die Versluys bei meta- und amphikinetischen Schädeln beschreibt. Die hintere Beugungslinie besteht aus drei syndesmotischen Knochenverbindungen.

1. Zwischen Supraoccipitale und Parietale: Das Supraoccipitale springt median etwas nach rostral vor und schiebt sich von hinten in eine Nische des Parietale, welches an seiner Ventralfläche zwei Leisten bildet, die das Supraoccipitale einfassen und ihm sicheren Halt gewähren. Am Hinterrand des Parietale findet sich ein nach occipital offener, blind endender kurzer Kanal, in den der Proc. ascendens tecti synotici hineinreicht; über Besonderheiten dieser Verbindung vgl. Bellairs, 1949. Zwischen den einander zugewendeten Rändern des Parietale und Supraoccipitale bleibt ein Spalt frei, der besonders bei Waranen sehr breit ist und membranös verschlossen ist. Bei Waranen ist diese Verbindung lockerer als bei *Tupinambis*.

2. Eine zweite Verbindung bildet der Processus rostralis dorsalis o. prootici, der als breiter Lappen von ventrocaudal an eine Leiste des Seitenrandes des Parietale herantritt; beide zusammen bilden den dorsalen Teil der lateralen Begrenzung des Cavum cranii. Medial dieser Fortsätze liegt die knorpelige Taenia marginalis des Primodialschädels. Wie die Serie von *Tupinambis*-Schädeln des Senckenberg-Museums zeigt, sind die topographischen Beziehungen der Fortsätze des Prooticum und Parietale sehr verschieden. Meist berührt der aufsteigende Fortsatz des Prooticum die Leisten des Parietale überhaupt nicht, mitunter kommt es zu einer End-zu-End-Verbindung. Mitunter (SMF 33 243; 33 240) umfaßt der Fortsatz des Prooticum von lateral etwas die Leisten des Parietale; letzterer Zustand ist bei Waranen der häufigste. Die Verbindung zwischen Parietale und Prooticum ist von occipital nicht zu sehen; sie gehört nicht im Sinne von Versluys zur hinteren Beugungslinie.

3. Erheblich weiter caudal und lateral verbindet sich der Proc. paroticus mit dem Hinterende des Supratemporale (Abb. 1), welches mit dem hinteren Seitenfortsatz des Parietale in flächenhaftem und sehr festen Kontakt steht. Am Zustandekommen der lateralen Syndesmose des Occipitalsegmentes mit dem maxillaren ist der Seitenfortsatz des Parietale nur sehr gering beteiligt. Das Supratemporale überragt nach hinten den Seitenfortsatz des Parietale und legt sich gegen die Lateralkante des Proc. paroticus. Zwischen beiden findet sich an den meisten Skelettschädeln ein deutlicher Spalt, der durch Bindegewebe geschlossen ist, so daß die Vermutung naheliegt, daß hier geringfügige Drehungen der beiden Segmente gegeneinander stattfinden konnten. Die ventrale Kante des Proc. paroticus bildet einen Teil der Pfanne des oticalen Quadratkelenkes. Die Lateralfäche des Supratemporale dient der breiten und engen Anlagerung des Squamosum und bildet mit diesem zusammen ebenfalls einen Teil der Gelenkpfanne für das Quadratum.

Als „Vordere Beugungslinie“ bezeichnet Versluys die Stelle im Schädeldach, wo beim mesokinetischen Schädel die Bewegungen des Maxillarsegmentes erfolgen. Die vordere Beugungslinie kann in der Fronto-Parietalnaht liegen (Warane) oder nicht besonders hervortretend an einer schmalen Stelle in Höhe der Orbitae. Bei Waranen, die immer kinetische Schädel besitzen, ist die Naht meist breit, gerade oder doch wenig gewellt verlaufend; die in ihr erfolgenden Bewegungen sind sichtbar (*V. salvator*). Bei jüngeren Stücken von *Tupinambis*, deren Kopflänge unter 8 cm bleibt, ist die in Höhe der Hinterränder der Orbitae gelegene Naht immer erhalten. Bewegungen sind in ihr nicht hervorzurufen. Die Naht ist nie so breit wie bei *Varanus*. Bei Stücken von 8 bis 9 cm Kopflänge ist sie meist noch erkennbar, doch häufig schon gänzlich obliteriert. Völlig geschwunden, auch an der Cerebralfäche des Schädeldaches nicht mehr nachweisbar, ist die Naht bei dem ältesten Individuum (SMF 33 242), das eine ausgedehnte Crusta calcarea zeigt. Bei einem gleich großen Individuum (SMF 33 245), das keine Crusta zeigt, ist die Fronto-Parietalnaht eben noch erkennbar. Die Verschiedenheit in der Ausbildung der Fronto-Parietalnaht zeigt eindeutig, daß *Tupinambis* akinetisch geworden ist.

2. Die Gelenke zwischen dem Palatoquadratum und Neurokranium

Zwischen Palatoquadratum und dem zum Occipitalsegment gehörenden Teil des Neurokranium finden sich zwei Gelenke, das

Basipterygoidgelenk und das oticale Quadratgelenk, sowie eine meist sehr bewegliche Bandverbindung zwischen dem Dorsalende des Epipterygoid und dem Hirnschädel.

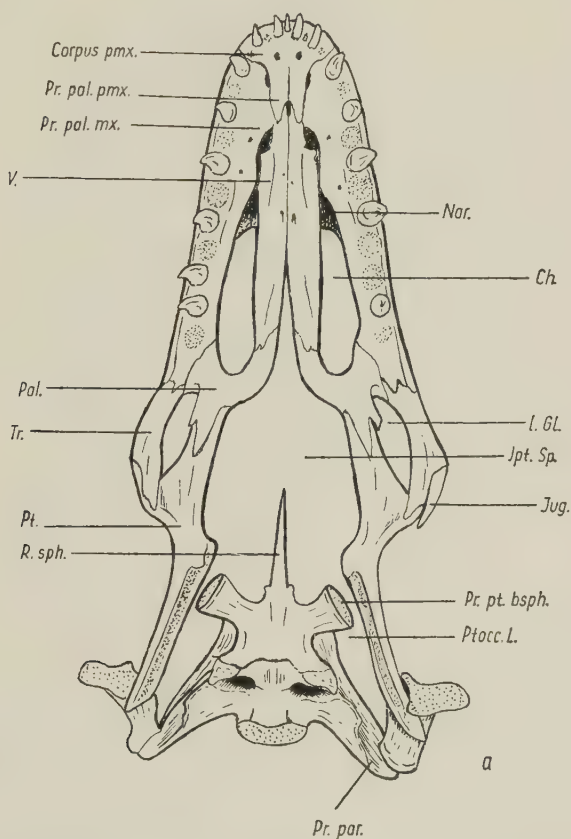


Abb. 2. Gaumenansicht des Oberschädels von *Varanus* und *Tupinambis*.

a) *Varanus salvator* (SMF 32 807) als Beispiel eines stark kinetischen Gaumens. Hier sind nur die in der Gaumenebene liegenden Teile gezeichnet

b) *Tupinambis teguixin* (SMF Nr. 33 246); Kopflänge etwa 9 cm

c) *Tupinambis teguixin*, sehr altes Tier mit akinetischem Schädel (SMF Nr. 33 242), Kopflänge 11 cm

Ch = Choane; Corpus pmx = Corpus des Praemaxillare; Ipt. Sp. = Interpterygoidaler Gaumenspalt (mittlere Gaumenlücke), die bei c) in einen vorderen (r. T.) und hinteren Teil zerlegt ist; Jug. = Jugale; l. GL. = Laterale Gaumenlücke; Mx = Maxillare; Nar = Nariale; Pal = Palatinum; Porb = Postorbitale; Pr. max. pal. = Proc. maxillaris des Palatinus; Pr. pal. max. = Processus palatinus des Maxillare; Pr. pal. pmx = Proc. palatinus des Praemaxillare; Pr. par. = Proc. paroticus; Pr. pt. bsph. = Proc. pterygoideus des Basisphenoid; Pt = Pterygoid; Q = Quadratum; Q. Pt. Gel. = Gelenk zwischen Quadratum und Pterygoid; R. sph. = Rostrum sphenoidale; Sq = Squamosum; Tr = Transversum; V. = Vomer

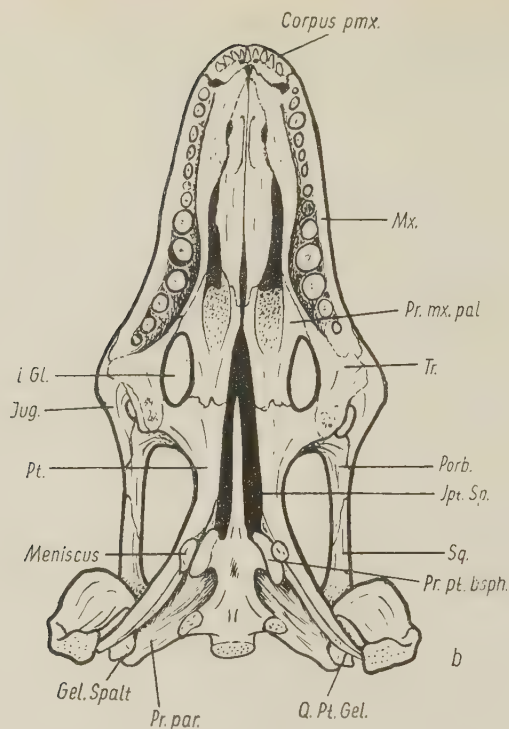


Abb. 2b (Erläuterungen Seite 717)

Das Basipterygoidgelenk ist bei jungen Exemplaren von *Tupinambis* eindeutig nach kinetischem Typus gebaut (Abb. 2). Es wird vom Proc. pterygoideus basisphenoidei, der lateral und ventral als schlanker, distal sich verbreiternder Fortsatz vom Keilbeinkörper hinter der Hypophysengrube entspringt, und vom Pterygoid gebildet. Das Pterygoid trägt die Gelenkpfanne, welche flach ist. Sehr häufig findet sich in dem Gelenk ein Meniscus. Die Gelenkflächen werden von typischem Gelenkknorpel überzogen. Der Knorpel an der Pfanne des Pterygoid ist, soweit ich mich an Schnittserien verschiedener Echsen orientieren konnte, immer vom Gelenkknorpel der dorsal benachbart liegenden Fossa glenoidalis des Pterygoid für das Gelenk mit der Columella cranii (Epipterygoid) geschieden. Etwa in der Mitte der Länge des Pterygoid liegt die Gelenkpfanne; cranial davon macht der Knochen einen deutlichen Knick nach rostral, caudal divergieren die Enden stark um den

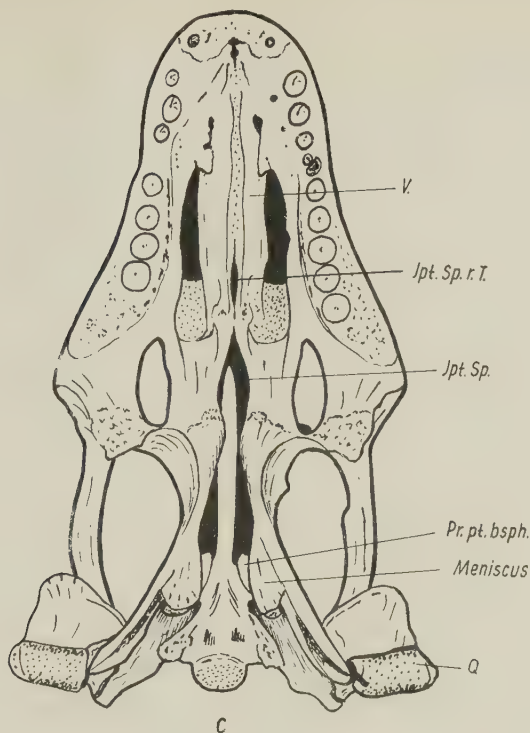


Abb. 2c (Erläuterungen Seite 717)

Kontakt mit den Quadrata zu finden. Die Partner des Basispterygoidgelenkes werden bei *Tupinambis* immer im Kontakt gefunden, was bei Waranen durchaus nicht immer der Fall ist.¹

¹ Bei Waranschädeln ist diese Verschiebung der Gelenkpartner gegeneinander so häufig, daß eine Erklärung dafür gesucht werden muß. Bei eben abgefleischten Schädeln und rohen Bänderpräparaten, die die natürlichsten Lageverhältnisse zeigen, liegt der Proc. pterygoideus des Basisphenoid in der Gelenkpfanne (*Varanus salvator*). Bei sauber durchpräparierten Skeletten derselben Art liegt er meist dahinter, mitunter sogar in erheblichem Abstand. Der Grund dafür ist einerseits in Verlagerungen des Occipitalsegmentes bei der Mazeration zu sehen, andererseits auch, wo ersteres nicht angenommen werden kann, dürfte dazu noch die durch den Wegfall der Bänder bedingte Lösung von Spannungen im präorbitalen Teil des Schädels kommen, wodurch das Pterygoid aus seiner Verbindung mit dem Proc. pterygoideus des Keilbeines gezogen wird. Dies wird besonders deshalb nahegelegt, weil bei solchen Schädeln sehr häufig auch das Gelenk zwischen Quadratum und Pterygoid gelöst ist.

Das ist deshalb wichtig, weil bei dem außerordentlich kinetischen Waranschädel, der auch ausgiebigen lateralen Dehnungen gewachsen ist (*V. komodoensis*, de Jong, 1900), solche passive Lageveränderungen bei der Mazeration verständlich sind. Bei *Tupinambis* können, wie später noch gezeigt werden wird, solche Bewegungen nicht vorkommen, da sie die mechanischen Bedingungen des Schädels selbst nicht zulassen. Daher sind sie auch passiv bei der Mazeration nicht zu erreichen, so daß man schon aus dem Zustand der Schädel und im Vergleich mit *Varanus* eine weitgehende Bewegungslosigkeit bei *Tupinambis* vermuten kann.

Dem Basipterygoidgelenk von *Tupinambis* fehlt eine knöcherne, direkte Sicherung, wie sie bei Waranen gefunden wird. Rostroventral der Pfanne findet sich bei *Varanus* eine nach medio-caudal gewendete verschieden große Knochenkante am Pterygoid, die verhindert, daß es nach hinten und oben an den Basipterygoidfortsätzen abgleiten kann. Auf diese Sicherung und ihr Fehlen bei *Tupinambis* kommen wir noch zurück (vgl. S. 721). An sehr vielen Skelettschädeln konnte ein bohnenförmiges Knochenstückchen beobachtet werden, das von ventral über dem Gelenkspalt des Basipterygoidgelenkes lag, und, abgesehen vom größten Stück (SMF 33 242), immer von den Gelenkpartnern isoliert war; daher konnte es bei manchen Stücken bei der Mazeration verloren werden. Untersuchungen an Schnittserien konnten nicht durchgeführt werden; daher kann nur vermutet werden, daß es sich um einen Meniscus oder eine ähnliche Bildung der Gelenkkapsel handelt.¹

Bei dem ältesten und größten Stück der Serie (SMF 33 242, Abb. 2) ist dieses Skelettstückchen jederseits mit dem Pterygoid verschmolzen, so daß das Gelenk von ventral her fast völlig überdeckt ist. Soweit an dem unzerstörten Schädel zu sehen ist, trat noch keine Synostose zwischen ihm und dem Proc. pterygoideus des Basisphenoid ein; ob vielleicht eine solche zwischen dem Ptery-

¹ Solange keine histologische Untersuchung vorliegt ist die Deutung unsicher. Es sei an ähnliche Bildungen im Unterkiefergelenk der Vögel erinnert, wo in einem den Gelenkspalt von hinten umfassenden Band (*L. jugomandibulare*) knöcherne Patellen beschrieben wurden (Lebedinsky, 1921). Am trockenen Skelettschädel sind diese häufig zu sehen und können leicht für knöcherne Bildungen gehalten werden. Die histologische Untersuchung (Starck, 1940, S. 609; Hofer, 1945) ergab, daß es sich um rein bindegewebige (*Aquila audax*), faserknorpelige (*Buceros*) oder knöcherne Strukturen (*Rhamphastos*, *Coccothraustes*) handeln kann.

goid und dem Gelenkfortsatz des Keilbeines eingetreten oder begonnen ist, kann nicht festgestellt werden. Die Keilbeinfortsätze sind bei *Tupinambis* erheblich stärker nach ventral gewendet als bei den Waranen, mit Ausnahme der höckerzahnigen, muschel-fressenden Formen (*niloticus*, *exanthematicus*), die im Gebißtypus mit *Tupinambis* übereinstimmen.

Der bei dem ältesten Stück von *Tupinambis* gefundene Zustand des Basipterygoidgelenkes erinnert an den mancher alter Leguane. Bei *Iguana iguana* (SMF 33 227), einem sehr großen alten Stück, bildet die Ventralkante der Pterygoide eine in Höhe der Basipterygoidgelenke weit nach medial vorspringende Knochenleiste (Abb. 3); dadurch erhält der Interpterygoidspalt seine eigenartige, kennzeichnende Form. Diese Leisten bilden löffelförmige, nach dorsal offene Pfannen, in die sich die Pterygoidfortsätze der Basisphenoide hineinlegen, so daß das Gelenk von ventral völlig überdeckt ist. Bei jüngeren Tieren sind diese Leisten und die von ihnen gebildeten Pfannen schwächer, so daß die Gelenke nicht ganz überdeckt sind; ähnliches sieht man auch bei *Conolophus suberistatus*. Bei *Iguana* tragen die Pterygoide stark entwickelte Dorsalkanten, die sich am Lateralrand der Pterygoide erheben und vom Quadrat-Pterygoidgelenk an bis zum Fußpunkt des Epipterygoid reichen (Abb. 3); dicht davor, also ungefähr lateral des Basipterygoidgelenkes erreichen sie ihre bedeutendste Höhe. Das Gelenk wird durch sie nach lateral, durch die Medialkanten der Pterygoide nach ventral gesperrt, so daß nur mehr geringe gleitende Bewegungen in ihm in der Verlaufsrichtung der Pterygoide möglich sind. An erweichten Bänderpräparaten von Schädeln von Leguanen konnte, auch bei verschiedenen Altersstadien, keine Beweglichkeit festgestellt werden. Während der Zustand des alten *Tupinambis* durch Synostose des „Meniscus“ entstanden sein dürfte, die Befunde an jüngeren Tieren und der jeglicher Kantenbildung entbehrende Bau des Pterygoid sprechen dafür, kann die Pterygoidpfanne bei Leguanen nur durch eine zunehmende Entwicklung der Medialkante des Pterygoid entstanden sein. Solche Medialkanten finden sich auch bei manchen Agamen (*Uromastix* u. a.).

Das Basipterygoidgelenk gehört zu einer Gruppe von Knochenverbindungen zwischen dem Palatoquadratum bzw. seinen phylogenetischen und ontogenetischen Derivaten und dem Neuralschädel und seinem Dermal skelett, die zu den ältesten des Choanatenstammes gehören, seit man weiß, daß die Autodistylie für diesen

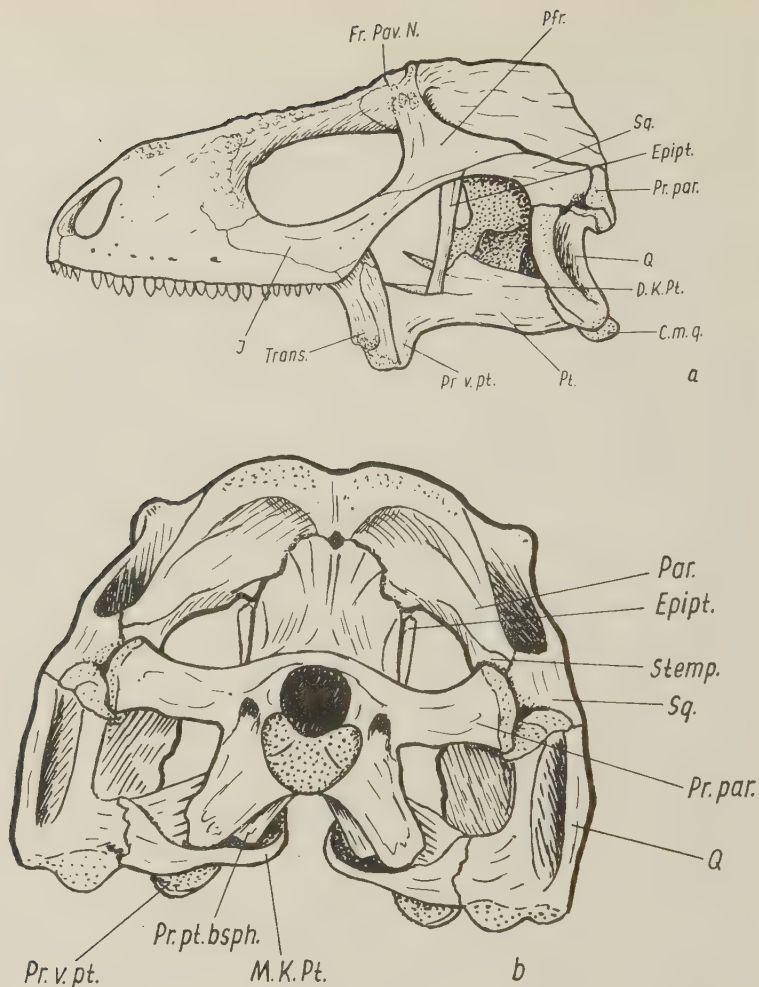


Abb. 3. Oberschädel von *Iguana iguana* (SMF Nr. 33 227) von lateral (A) und occipital (B)
 C. m. q. = Condylus medialis quadrati des Unterkiefergelenkes; D. K. Pt. = Dorsale Kante
 des Pterygoid; Epipt. = Epipterygoid; Fr. Par. N. = Fronto-Parietalnaht; J = Jugale;
 M. K. Pt. = Mediale Kante des Pterygoid; Par. = Parietale; Pfr. = Praefrontale; Pr.
 par. = Proc. paroticus; Pr. pt. bsph. = Proc. pterygoideus basisphenoidei; Pr. v. pt. =
 Proc. ventralis pterygoidei; Q = Quadratum; Stemp. = Supratemporale; Sq = Squa-
 mosum; Trans = Transversum

primitiv ist. Die Ansicht Versluys hat sich in vollem Umfange bestätigen lassen: Das Basipterygoidgelenk ist uralter Tetrapodenbesitz, der aus dem choanaten Fischstadium übernommen worden ist. Dasselbe gilt für das otikale Quadratgelenk und die syndes-

motische, bewegliche Verbindung zwischen Epipterygoid und Hirnkapsel.

Das otikale Quadratgelenk gliedert ein splanchnisches Skelettelement (Quadratum) gegen ein neutrales (Proc. paroticus und Deckknochen) ab. Wenn an Stelle des Gelenkes Synostosen oder Synchrondrosen gefunden werden, sind sie sekundär erworben.¹

Bei *Tupinambis* sind die an der Gelenkbildung beteiligten Dermal-elemente das Supratemporale und das Squamosum (Abb. 1). Bei Waranen finden sich die gleichen Verhältnisse, doch kommen innerhalb der Echsen Verschiedenheiten vor, die hier nicht zu erwähnen sind. Bei jungen und mittelgroßen erwachsenen *Tupinambis* ist das otikale Quadratgelenk völlig erhalten. Ein nicht näher bestimmter Tejus Schädel von 11 cm Länge (SMF 33 245), der einem sehr alten Tier gehört haben muß, zeigt noch die Knochennähte zwischen den Posttemporalbogen und den oberen Jochbogen zusammensetzenden Elementen, wenn auch nur mehr angedeutet. Eine fast vollständige Synostose findet sich zwischen den Proc. parotici und den sich ihnen anlagernden Dermal-elementen, sowie zwischen diesen selbst im Bereiche des Gelenkes. Die otikalen Quadratgelenke bleiben noch erhalten und sind links mit dem Quadratum in situ deutlich erkennbar. Rechts wurde das Quadratum wahrscheinlich bei der Mazeration verloren; daher war es noch locker in der Gelenkpfanne eingefügt. Diese ist ähnlich gelagert und gestaltet wie bei den Waranen und zeigt dort, wo der Gelenkskopf des Quadratum anlagert, eine konkave, glatte Fläche. Ein Schädel eines Zootieres (SMF 33 242), etwa ebenso groß wie der vorige, aber mit sehr stark ausgeprägter Crusta calcarea (Abb. 4), zeigt die Pars otica des Quadratum vollständig mit dem Proc. paroticus, Suapratemporale und Squamosum synostotisch verschmolzen. Postorbitalspanne, oberer Jochbogen und Posttemporalspanne zeigen keine Knochengrenzen mehr und auch die Fuge zwischen Supraoccipitale und Parietale, die das vorige Stück noch erkennen läßt, ist synostotisch völlig geschlossen. Bei Betrachtung von ventral und caudal ist zwischen Gelenkkopf des Quadratum und dem Proc. paroticus noch beiderseits ein schmaler Spalt zu erkennen, der sich nach medial fortzusetzen scheint, aber lateral völlig geschlossen ist. Diese beiden Schädel deuten wohl an, daß die inneren Bewegungen des Schädels

¹ Meine Ansicht, daß das Quadratum von *Hynobius* sekundär beweglich geworden sei, sei damit korrigiert. Vgl. Hofer, 1950, S. 517f, 524.

bei *Tupinambis* nicht ausgiebig sind und biologisch kaum von Bedeutung für das Leben des Tieres sein können, denn sonst hätte es niemals zu einem so völligen Verlust derselben kommen können. Ein ähnlicher Befund konnte unter der sehr großen Serie verschiedenster Waranschädel niemals erhoben werden.

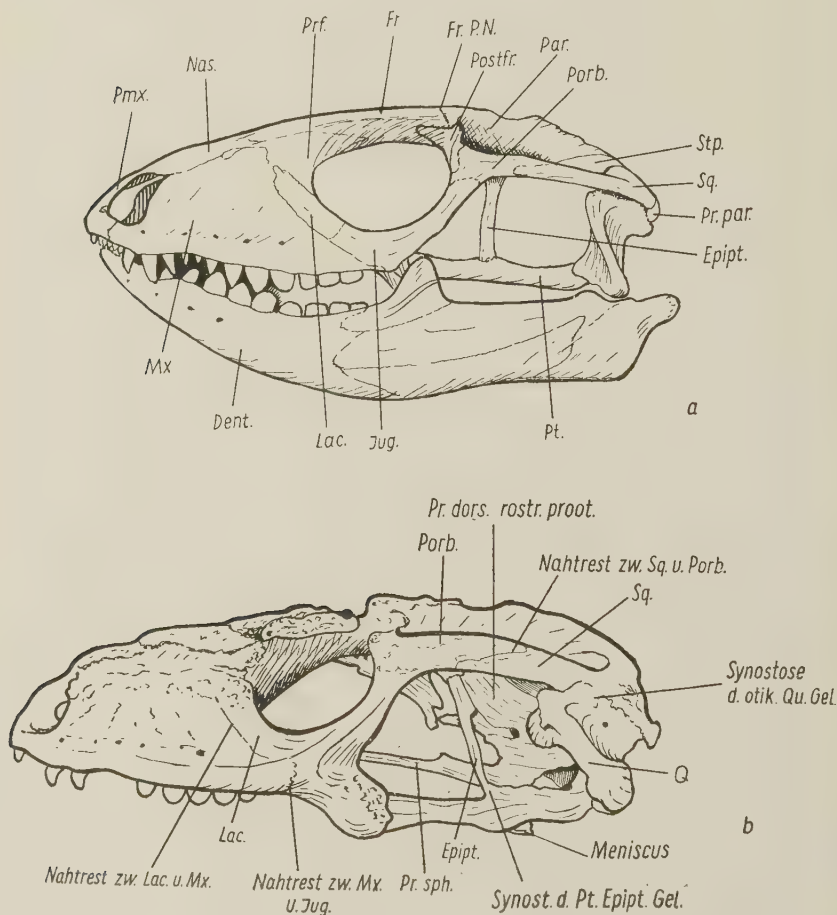


Abb. 4. Schädel von *Tupinambis teguixin* in Lateral- und Dorsalansicht
 a) Erwachsendes Tier mit erhaltenen Knochennähten (SMF Nr. 33 241), Kopflänge etwa 8 cm; Schädel etwas nach lateral verkantet
 b) Sehr altes Tier mit vorgeschrittenen Synostosen; Kopflänge 11 cm (SMF Nr. 33 242)
 c) Derselbe Schädel von dorsal
 C. occ. = Condylus occipitalis; Dent. = Dentale; Epipt. = Epipterygoid; Fr = Frontale; Fr. P. N. = Fronto-Parietalnaht; Jug = Jugale; Lac = Lacrimale; Mx = Maxillare; Nas = Nasale; Par = Parietale; Pmx = Praemaxillare; Porb = Postorbitale; Postfr = Postfrontale; Pr. par. = Proc. paroticus; Pr. sph = Processus sphenoidalis (cultriformis); Pt = Pterygoid; Q = Quadratum; Stp = Supratemporale; Sq = Squamosum

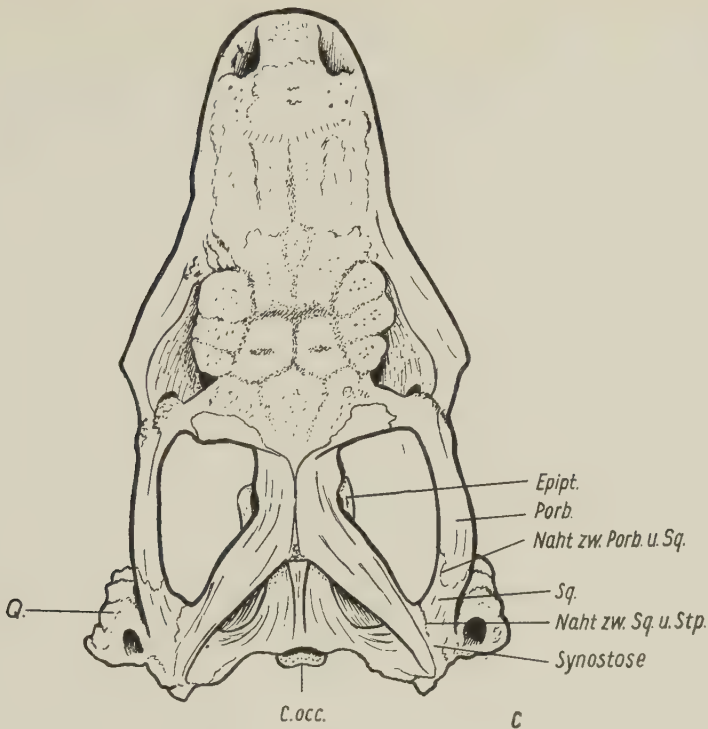


Abb. 4c (Erläuterungen Seite 724)

Im otikalen Quadratgelenk wird meistens ein knorpeliges Inter-calare gefunden (Versluys, 1898, 1903a, b, 1910, 1912, 1936; Gaupp, 1900, 1905; de Beer, 1937); es ist anzunehmen, daß es auch *Tupinambis* zukommt, doch können mangels geeigneter Schnittserien keinerlei Angaben darüber gemacht werden.

Das Epiptergoyd (*Columella cranii*) ist der verknöcherte Proc. ascendens des Palatoquadratum, der sich dorsal an das Prooticum, das Parietale oder die Taenia marginalis legt, ventral aber meist ein echtes Gelenk mit dem Pterygoid bildet. Soweit den Darstellungen der Literatur zu entnehmen ist, findet sich dorsal nie ein Gelenk, sondern eine straffe Syndesmose, was verständlich ist, da hier die Bewegungen der Columella weniger ausgiebig sind als im pterygoidealen Gelenk und weniger exakt geführt werden müssen als in diesem. Die dorsale Verbindung kann mit verschiedenen Partnern erfolgen. Bei Waranen legt sich das Epipterygoid von lateral

gegen den Pr. dorsalis rostralis des Prooticum, nicht gegen das Parietale; bei *Tupinambis* ist es umgekehrt. Wenn bei letzterer Gattung eine Anlagerung an das Prooticum gefunden wird, dann liegt eine Verschiebung bei der Mazeration vor. Soweit ohne mikroskopische Untersuchung gesagt werden kann, liegt immer Syndesmose vor, niemals wurde Synostose mit dem Parietale beobachtet, auch nicht bei dem sehr alten Stück (SMF 33 242), bei dem wegen der völligen Akinetik eine solche zu erwarten gewesen wäre. Ob die dorsale Verbindung mit dem Parietale oder dem Prooticum erfolgt, bedeutet einen funktionellen Unterschied, der aber nicht ins Gewicht fällt, da sowohl die dorsale als auch die ventrale Verbindung immer etwas nachgiebig sind. Bei Waranen ist das Epipterygoid ein kräftiger, drehrunder, dorsal nach hinten geneigter Knochenstab; bei *Tupinambis* ist es in der Regel schwächer und häufig etwas nach rostral übergeneigt. Über das Gelenk zwischen Epipterygoid und Pterygoid vgl. S. 730.

3. Gelenke innerhalb des Palatoquadratum

Im Zusammenhang mit der Auflösung des ursprünglichen primordialen Palatoquadratum bei den Reptilien wurde auch eine Verbindung nach rostral an das Ethmoidalskelett und seine Deckknochen durch reine Dermalelemente ersetzt, die phylogenetisch verschiedener Abkunft sind. Pterygoid, Palatium und Transversum (Ectopterygoid) sind Hautknochen auf dem ursprünglichen Kieferbogen, die in festem Verband mit dem Maxillare den Oberkiefer bildeten. Der Vomer, sekundär in den Verband der Kiefergaumenelemente aufgenommen, war ursprünglich ein den Schädelkiel ventral umfassendes Element; in dieser Funktion sehen wir ihn bei den splanchnokinetischen Knochenfischen. Erst im Zusammenhang mit der Entwicklung der Neurokinetik wurde er funktionell als druckübertragendes Element dem Kieferskelett teilweise angeschlossen, während gleichzeitig mit der Zerlegung des Neurokranium in einen ethmoidalen und occipitalen Abschnitt, das Parasphenoid, das ursprünglich hinten an den Vomer anschloß, sich von ihm zurückzog, so daß keine knöcherne, direkte Verbindung zwischen beiden Teilen des Neurokranium mehr bestand (Abb. 2). Durch den Processus maxillaris palatini und das Transversum, die beide die laterale Gaumenlücke rostral und caudal umfassen, besteht eine feste Verbindung des Gaumenskelettes mit dem Maxillare. Dieses ist durch das Jugale an das postorbitale und temporale Spangen-

system und damit an das Schädeldach fixiert (Abb. 4); bei Waranen ist durch die teilweise Rückbildung des Jugale diese Verbindung unterbrochen (vgl. S. 730ff), wodurch die kinetischen Bedingungen entstehen, die von denen bei *Tupinambis* so sehr abweichen. Bereits Versluys erkannte, daß bei metakinetischen Schädeln das Palatoquadratum in sich praktisch starr gefügt sein kann, da es ja mit dem Maxillarsegment zusammen in der hinteren Beugungslinie bewegt wird. Wenn dazu noch eine vordere Beugungslinie kommt (amphikinetische Schädel), oder diese allein funktioniert (mesokinetische und prokinetische Schädel), dann müssen einige Stellen besonderer Beweglichkeit, die bis zu echten Gelenken differenziert werden können, im Palatoquadratum und den angeschlossenen Dermalelementen auftreten, die im folgenden erwähnt werden sollen.

Das Quadrat-Pterygoid-Gelenk zeigt bei *Tupinambis* noch eindeutig den bei einer kinetischen, streptostylen Form zu erwartenden Bau, wie die vergleichende Betrachtung zeigt. Diese sei mit *Varanus* als einer sicher bis ins höchste Alter hinein extrem kinetischen Form begonnen. Bei Waranen erfolgt die Bildung dieses Gelenkes immer durch einfache Anlagerung des lateral gewendeten, säbelartig gekrümmten Caudalendes des Pterygoid an die Medialfläche des Quadratum. Letzteres wird erheblich nach hinten von den Enden der Pterygoide überragt. Der Kontakt beider Knochen wird durch straffes Bindegewebe bewirkt; an ihren Berührungsflächen zeigt das Pterygoid eine flache, etwas rauhe Kehle, die sich gegen ein ebenso flaches Köpfchen legt, welches sich dicht über dem inneren, distalen Gelenkskopf des Quadratum befindet (*V. komodoensis*). Das Pterygoid überragt um etwa 6 mm das Quadratum nach hinten. Bei derselben Art fand sich ein knötchenförmiges, linsen- bis erbsengroßes, selbständiges Skelettelement, das hinten in dem Spalt zwischen Quadratum und Pterygoid liegt, aber im Kontakt mit ersterem gefunden wird. Wahrscheinlich ist es eine Sehnenverknöcherung, die in ähnlicher, aber nicht genau entsprechender Form, bei *V. niloticus* gefunden wurde. An einem kapitalen Schädel der Wiesbadener Sammlung fanden sich dieses links noch in ligamentöser Verbindung mit dem Hinterende des Pterygoid. Bei diesem Schädel ist das Knötchen enger an das Quadratum angelagert als bei *komodoensis*. Wenn die das Quadrat-Pterygoid-Gelenk im Kontakt haltenden Bänder wegmaziert sind, weichen die Enden der Pterygoide meist erheblich von den Quadrat-

beinen nach medial ab, so daß ein breiter Raum zwischen ihnen klappt. Bei anderen Formen mit ähnlichem Bau dieses Gelenkes (*Trachysaurus*, *Tupinambis*), die akinetisch oder fast akinetisch geworden sind, kommt es zu diesem Auseinanderweichen nicht. Der undifferenzierte Bau der Quadrat-Pterygoidverbindung bei *Varanus* insbesondere bei *niloticus* und *komodoensis*, läßt auf vielseitige Bewegung schließen, wie sie bei der letzteren Art sicher vorkommen.

Die Anatomie des Gelenkes ist bei *Tupinambis* sehr ähnlich der der Warane. Die säbelartig gekrümmten, medial bis zum Caudalende mit einer Hohlkehle versehenen Pterygoidea, legen sich von innen an die Distalenden der Quadrata. Diese bilden an ihrer Medialkante eine kräftige, rostral ziehende Pterygoidlamelle, so daß eine breitere Anlagerungsfläche entsteht als bei den Waranen, wo eine solche Lamelle immer fehlt. Auch hier erfolgt die Gelenkbildung durch einfache Anlagerung der Partner; dem Bau nach wären umfangreichere Bewegungen möglich. Der Schädel eines alten, erwachsenen Tieres (SMF 33 245) zeigt noch die gleichen Verhältnisse; die Gelenkfläche seines Pterygoides zeigt eine etwas differenziertere Hohlkehle als bei Waranen. Der einmalige, schon oft erwähnte Schädel des ältesten Tieres (SMF 33 242), der wegen der quadrato-otikalen Synostose absolut akinetisch war, besitzt eine extrem entwickelte Pterygoidlamelle, die z. T. die Dorsalkante und die Lateralfäche des benachbarten Teiles des Pterygoid umfaßt. Außerdem bildet das Quadratum an seiner Medialfläche einen kleinen Knochensockel, der eine Nische bildet, in die sich das Hinterende des Pterygoid hineinlegt, das bei *Tupinambis* niemals die Quadrata nach hinten überragt. Letzterer Befund ist nur bei dem ältesten Stück erhoben worden, dessen Schädel im Ganzen durch seine mächtige Knochenbildung auffällt. Man kann daher diesen Befund einmal durch das Alter und die damit einhergehende Knochenablagerung, ferner durch die Akinetik erklären; letztere würde verständlich machen, daß in der sonst möglichst beweglich erhaltenen Quadrat-Pterygoid-Verbindung die vermehrte Ossifikation einen engeren Kontakt beider Elemente herbeiführt, der sich sowohl in einer Verengung des Gelenkspaltes, als auch im Beginn einer synostotischen Verbindung zwischen linkem Quadratum und Pterygoid äußert.

Der Vergleich mit *Iguana* (Abb. 3) ist deshalb interessant, weil auch diese Gattung, soweit dem Material des Senckenberg-

Museums zu entnehmen ist, mindestens im Alter akinetisch ist. Auch hier kann aus dem Bau des Schädels jüngerer Tiere (SMF 33 701, Kopflänge 4,5 cm; 33 225) noch auf bestehende Kinetik geschlossen werden. Die Quadrata besitzen sehr deutliche Pterygoidlamellen; die Pterygoidea sind hochkantige Leisten mit einer schwachen Medialecke am Ventralrand, die sich in typischer Form von medial an die Quadrata anlegen, ohne sie nach hinten zu überragen. Die Quadrata bilden keine Sockel zur Artikulation mit dem Pterygoid. Erwachsene Tiere (SMF 33 226, Kopflänge 6,8 cm; SMF 33 227, Kopflänge 8,3 cm) zeigen eine erheblich engere Anlagerung der Pterygoide an die Quadratbeine. Der immer vorhandene Gelenkspalt erscheint hier wie eine Nahtverbindung. Das Quadratum bildet an entsprechender Stelle einen Sockel, gegen den sich die Hinterenden der Pterygoide von medio-rostral stemmen. Die unregelmäßige, stellenweise zackige, suturartige Verbindung der beiden Knochen schließt Bewegungen in nennenswertem Ausmaße zwischen ihnen aus (Abb. 3).

Führt die Spezialisationsreihe von dem Gelenktypus einfacher Anlagerung zur völligen oder fast völligen Fixierung von Quadratum und Pterygoid aneinander, so führt eine andere zur völligen, räumlichen Trennung beider Elemente. Eine solche Trennung von Quadratum und Pterygoid, die einem extremen Spezialisierungszustand entspricht, finden wir bei *Chamaeleo* und *Uromastix*. Bei ersterem bleibt dem Quadratum durch die Lösung seiner Verbindung mit dem starr fixierten Pterygoid die Beweglichkeit erhalten. An seinem distalen Ende gelenkt es nur mit dem Unterkiefer, proximal bleibt das otikale Gelenk erhalten, „so daß man wohl annehmen muß, daß beim Öffnen des Maules Bewegungen der Quadratbeine stattfinden. Die *Chamaeleontia* sind also streptostyl, und zwar ... unter Reduktion der Beweglichkeit des Gaumens und der Hebung des Oberkiefers“ (Versluys, 1912, S. 638). Bei *Uromastix* wird das rostral des Quadratoms endende Pterygoid mit diesem nur durch ein breites Lig. quadrato-ptyergoideum verbunden, das auch Beziehungen zur Adduktormuskulatur aufweist (Hofer, 1950, S. 548 und Abb. 44; Inge Poglayen-Neuwall, 1952). Der Schädel ist, wie auch Versluys feststellte, kinetisch. Daß Siebenrock (1897, S. 1133) diesen Befund nicht erheben konnte, hängt wohl damit zusammen, daß er nur trockene Skelettschädel untersuchte, bei denen durch Vertrocknung des Bandes das Quadratum und Pterygoid einander wieder genähert werden.

Meistens findet sich ein echtes Gelenk zwischen dem Ventralende des Epipterygoid und dem Pterygoid (*Acontias meleagris*, de Villiers, 1939, S. 342; *Cordylus*, van Pletzen, 1946, S. 56), das einen Spalt zwischen dem knorpeligen Ende des Epipterygoid und der Knorpelpfanne des Pterygoid aufweist.

Bei *Tupinambis* zeigte nur das älteste Stück (Abb. 4) eine vollständige Synostose dieses Gelenkes. Da das Epipterygoid nicht nur eine dorsale Stütze des Pterygoid ist, sondern beim kinetischen Schädel auch eine pendelnde Aufhängevorrichtung des Munddaches ist, das das Basispterygoidgelenk in Führung hält, was nur möglich ist, wenn zwischen Epipterygoid und Pterygoid ein Gelenk ausgebildet ist, so ist die Synostose ein klarer Beweis, daß der Schädel dieses Tieres akinetisch geworden ist.

III. Die Spangen des Dermatokraniens und ihre Beziehungen zur Kinetik bei *Tupinambis* und *Varanus*

Oben wurde bereits hervorgehoben, daß das Munddach (Vomer, Palatinum, Pterygoid) bei *Tupinambis* einerseits über den Postorbitalring eine feste Verbindung zum oberen Jochbogen und zum Schädeldach besitzt, andererseits über das Transversum und den Processus maxillaris des Palatinum ebenso fest mit dem Oberkiefer verbunden ist (Abb. 2, 4). Der Oberkiefer ist infolge der kleinen, nach hinten in kurze Schlitzte auslaufenden Nasenöffnungen in sich starr. Da in diesen Punkten Unterschiede zwischen Waranen und *Tupinambis* bestehen, die für die Kinetik bedeutungsvoll sind und darlegen, daß *Tupinambis* schon sehr früh im individuellen Alter die Kinetik verlieren muß, sei hier näher darauf eingegangen. Wenn bei inneren Schädelbewegungen, seien sie aktiv ausgeführt oder passiv erzwungen, das Dermatokranium nicht im Ganzen bewegt wird, wie das bei dem hypothetischen metakinetischen Schädel der Fall wäre, sondern um eine vordere Beugungslinie sich Teile des Dermatokranium gegeneinander bewegen, wie das bei der Mesokinetik der Fall ist, müssen die dermalen Spangen einen Aufbau zeigen, der mit diesen Bewegungen in Einklang zu bringen ist.

Der aus Jugale und Postorbitale und Postfrontale zusammengesetzte Postorbitalring ist bei *Tupinambis* durch eine sehr feste, am Schädel strichfeine Naht nach rostral mit dem Maxillare und Lacrimale, nach medio-ventral mit dem Transversum, nach dorsal mit dem Frontale und Parietale verbunden. Bei *Tupinambis*

besteht daher ein fester Knochenring, der nur durch den Interpterygoidalspalt an der Gaumenseite durchbrochen ist, der in Höhe des Hinterrandes der Orbita das Gaumenskelett an das Maxillare und an das Schädeldach fixiert (Abb. 2). Das Postfrontale, nicht wie bei Waranen mit dem Postorbitale verschmolzen, bildet zwei mediale Fortsätze, deren rostraler (Pr. frontalis) sich von lateral und ventral gegen das seitliche Hinterende des Frontale legt. Hier findet sich eine deutliche, breite Naht, die nach medial zu, besonders deutlich an der Medialfläche der Knochen, in die Fronto-Parietalnaht übergeht. Der hintere Fortsatz des Postfrontale (Pr. parietalis) legt sich von caudal gegen den vorderen Seitenfortsatz des Parietale (Abb. 4); hier ist die Naht weniger deutlich ausgeprägt als die mit dem Frontale. Es wird also die Fronto-Parietalnaht, in der beim meso- und amphikinetischen Schädel Bewegungen ablaufen sollen, durch den Postorbitalring klammerartig umfaßt, was funktionell nicht ohne Bedeutung sein kann, um so mehr, als das Postorbitale, durch enge Nahtverbindungen in den Augenring fest eingefügt ist und gemeinsam mit dem Squamosum den oberen Jochbogen bildet, der hinten eine breite Nahtverbindung mit dem Supratemporale eingeht. Der Umfang der letzteren Verbindung ist bei *Tupinambis* variabel; immer verbreitert sich das Squamosum caudal und legt sich mit seinem Ende an die Lateralfläche des Supratemporale, so daß eine engere und flächenhaft ausgedehntere Verbindung zustande kommt, als bei den meisten Waranen, wo nur eine lockere Anlagerung gefunden wird. Durch diese Verbindungen des Postorbitalringes ist dieser nicht nur starr mit dem Oberkiefer und Gaumen, sondern auch mit dem oberen Jochbogen verbunden. Mesokinetische Bewegungen in der Fronto-Parietalnaht, durch die die vordere Beugungslinie läuft, würden bei *Tupinambis* durch das System Postorbitalring – Oberer Jochbogen gesperrt. Innere Schädelbewegungen sind nur möglich, wenn das erwähnte Spangensystem eine Umkonstruktion erfährt. Bei den Echsen werden hierin verschiedene Lösungsmöglichkeiten verwirklicht; hier soll nur auf die Warane eingegangen werden. Bei diesen ist der Postorbitalring immer unterbrochen, indem das bogenförmige Jugale hinten in ein Ligamentum postorbitale übergeht, welches an dem nach ventral frei endigenden Fortsatz des Postfronto-Postorbitale ansetzt (Abb. 5). Postfrontale und Postorbitale sind bei den Waranen in der Regel zu einem einheitlichen Knochen verschmolzen (vgl. Mertens, 1942). Bei *V. griseus* kann es fast bis zur Berührung zwischen Jugale und

Postfronto-Postorbitale kommen, aber niemals findet sich eine Nahtverbindung wie bei *Tupinambis*. Damit ist bei den Waranen der Knochenring durchbrochen, der bei *Tupinambis* die Bewegungen des Oberkiefers durch seine starren Verbindungen mit dem Schädeldach und dem oberen Jochbogen sperrt. Das Postfronto-Postorbitale, das auch bei *Varanus* die Fronto-Parietalnaht klammerartig umfaßt, könnte mesokinetische Bewegungen sperren. Seine Verbindung mit dem Parietale ist fest, dagegen die mit dem Frontale sehr lose. Daher können die beiden Knochen bei den

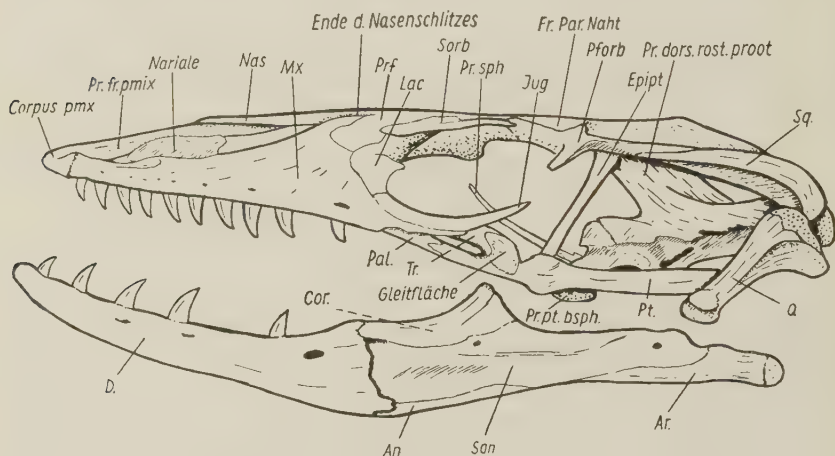


Abb. 5. Lateralansicht des Schädels von *Varanus salvator* (SMF Nr. 40 177)

An = Angulare; Ar = Articulare; Cor = Coronoid; Corpus pmx = Corpus des Praemaxillare; D = Dentale; Epip = Epipterygoid; Fr. Par. Naht = Fronto-Parietalnaht; Jug = Jugale; Lac = Lacrimale; Mx = Maxillare; Nas = Nasale; Pal = Palatinum; Pr. fr. pmx. = Proc. frontalis des Praemaxillare; Prf = Praefrontale; Pforb = Postfronto-Postorbitale; Pr. sph. = Proc. sphenoidalis; Pr. dors. rost. proot. = Proc. dorsalis rostralis des Prooticum; Pr. pt. bsph. = Proc. pterygoideus des Basisphenoid; Pt = Pterygoid; Q = Quadratum; Sorb = Supraorbitale; Sq = Squamosum; Tr = Transversum

Bewegungen des Oberkiefers aneinander gleiten. Dabei ist zu bedenken, daß in nächster Nähe der Beugungslinie die Exkursionen des Frontale nicht ausgiebig sind, so daß eine lose Verbindung zwischen Frontale und Postfronto-Postorbitale auf sie keinen Einfluß hat. Immerhin können die inneren Schädelbewegungen bei Waranen, z. B. *V. salvator*, ein Ausmaß erreichen, das mit freiem Auge erkennbar ist.

Der Waranschädel ist rein mesokinetisch, d. h. die hintere Beugungslinie ist nicht mehr in Funktion, wenigstens nicht mehr

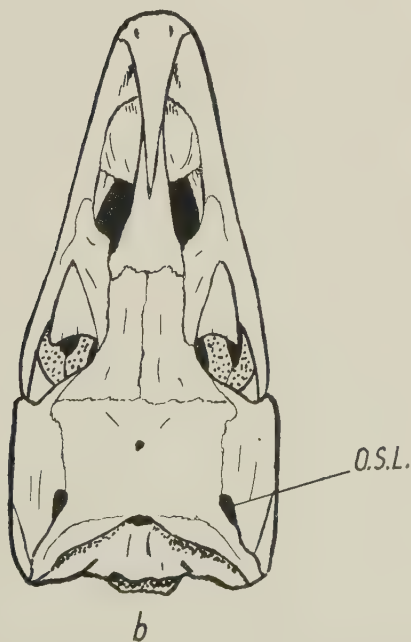
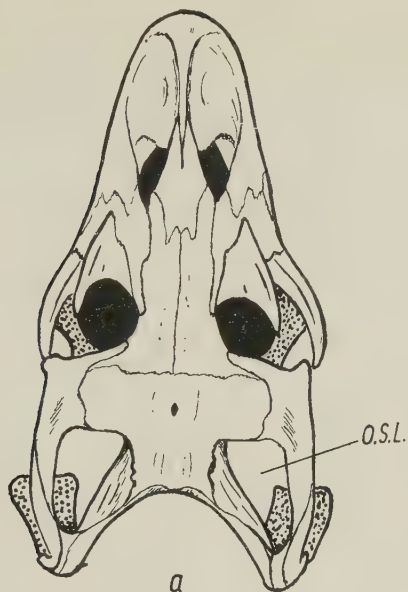


Abb. 6. Verschluss der oberen Schläfenlücke (OSL) bei Waranen
a) *Varanus flavescens* (SMF 11 546)
b) *Varanus (Tectovaranus) dumerili* (SMF 11 556).
Beide Schädel auf gleiche Größe gebracht

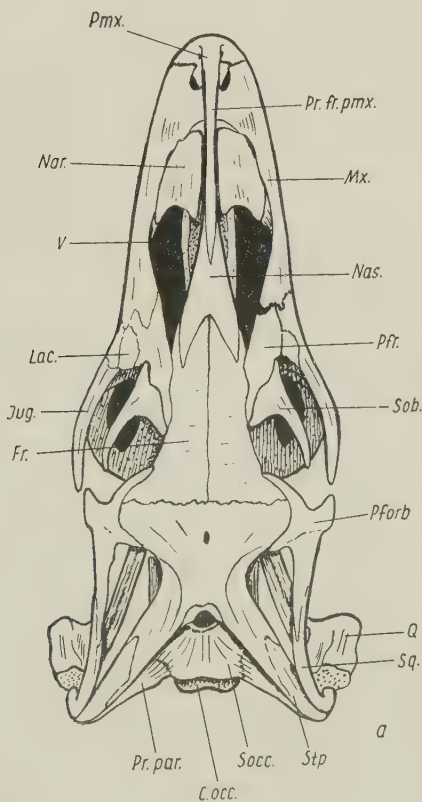
bei aktiven inneren Schädelbewegungen. Die vordere Beugungslinie läuft durch die Fronto-Parietalnaht. Damit ist das Parietale dem fixierten occipitalen Schädelsegment angeschlossen, und damit auch der mit dem Parietale in Verbindung stehende Teil des Postfronto-Postorbitale und mit ihm der obere Jochbogen. Da zwischen den erwähnten Bildungen keine Bewegungen mehr auftreten und infolge der Durchbrechung der Postorbitalspange auf sie kein Einfluß von seiten des Maxillarsegmentes möglich ist, kann es zu einer engeren Verbindung zwischen der posttemporalen Spange und dem oberen Jochbogen kommen, die bei *V. flavescens* beginnt und bei *V. (Tectorvaranus) dumerili* zu fast völligem Verschuß des oberen Schläfenfensters führt (Abb. 6). Bei letzterer Gattung legt sich der verbreiterte obere Jochbogen der ebenfalls breiten Parietalplatte so eng an, daß nur ein kleines foramenartiges oberes Schläfenfenster freibleibt. Da noch geringe Bewegungen des Maxillarsegmentes möglich sind, bleibt die Naht zwischen dem Frontale und dem vorderen Fortsatz des Postfronto-Postorbitale deutlich erhalten.

IV. Oberkiefer und Gaumen

Die Verbindung des Gaumenskelettes mit dem Oberkiefer erfolgt einmal durch das Transversum an das Caudalende des Maxillare, ferner über den lateralen Fortsatz des Palatinum an die Medialkante des Maxillare und schließlich über die Rostralenden der Vomerer an die Gaumenfortsätze der Praemaxillaria. In der Art der Knochenverbindungen bestehen Unterschiede zwischen *Tupinambis* und *Varanus*, die für den Ablauf der inneren Schädelbewegungen von Bedeutung sind.

Das Transversum ist ein kurzer, gedrungener Knochen, der klammerartig den Proc. transversus (lateralis) des Pterygoid umfaßt und von hinten eine Nahtverbindung mit dem Maxillare eingeht; außerdem findet sich bei Waranen eine dorsale Anlagerungsfläche für das Jugale. Die Knochenverbindungen sind bei *Tupinambis* sehr enge Nähte, bei Waranen, insbesondere bei *komodoensis*, *niloticus* und *salvator*, sind die Syndesmosen breit, am Skelettschädel vielfach klaffend, so daß sowohl seitlich schwenkende als auch hebende Bewegungen möglich sind, die bei *Tupinambis* wegfallen. Pterygoid und Transversum bilden bei vielen Eidechsen einen hakenartigen Ventralfortsatz, der beim Zubiß medial am Coronoid vorbeigleitet. Ein solcher Fortsatz ist bei *Tupinambis* angedeutet, fehlt jedoch den Waranen. Der Proc. palatinus des Pterygoid ver-

bindet sich mit dem Hinterende des Palatinum bei *Tupinambis* durch eine enge, feingezackte, bei Waranen durch eine grobzackige Naht, deren Knochenränder breit klaffen. Dasselbe gilt für die Syndesmose mit dem Maxillare des Palatinum, sowie für die zwischen Maxillare und Transversum und Vomer und Palatinum. Bei *Tupinambis* tragen die erwähnten Knochenverbindungen niemals den bei Waranen so deutlichen Charakter beweglicher Syndesmosen. Das dadurch festere Munddach von *Tupinambis* steht in Übereinstimmung mit dem in sich völlig starren Oberkiefer, dessen geschlossene Außenwand jede Bewegung innerhalb des Oberkieferabschnittes unmöglich macht. Die Nasenlöcher sind zunächst der Spitze des Oberkiefers gelegen, kurz und caudal spitz ausgezogen, in die Naht zwischen Maxillare und Nasale auslaufend. Sie erreichen nicht die halbe Länge des Oberkiefers. Daher kommt es zu einem breiten Kontakt zwischen



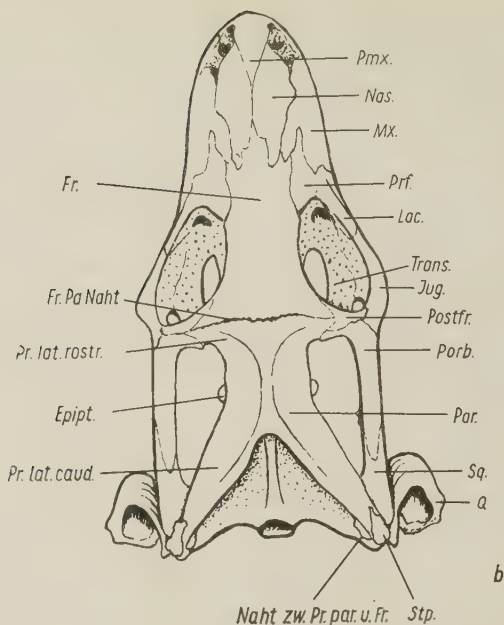


Abb. 7. Dorsalansicht des Schädels von *Varanus salvator* (A; SMF 33 127) und *Tupinambis* sp. (B; Kopflänge 8,5 mm; SMF 33 246). Erklärung der Beschriftung wie Abb. 4 und 5

den Nasalia und den Gesichtsfortsätzen der Maxillaria, die bei Waranen überhaupt nicht in Berührung stehen (Abb. 7). Deswegen sind bei *Tupinambis* die Praefrontalia an der Umrahmung der Nasenlöcher überhaupt nicht beteiligt, dagegen bei *Varanus*. Der Gesichtsfortsatz des Praemaxillare ist breit, verjüngt sich rasch nach caudal und läuft spitz zwischen den Nasalia aus. Er ist in ähnlicher Weise zwischen die Nasalia eingekeilt wie bei Waranen, reicht jedoch nicht soweit nach hinten. Es findet sich keine bewegliche Stelle in der Verbindung zwischen Nasalia und Gesichtsfortsatz der Praemaxilla. Eine Zone besonderer Beweglichkeit im Nasale, wie sie bei *Varanus* zu finden ist, fehlt bei *Tupinambis*. Im ganzen ist der Oberkiefer von *Tupinambis* nach dem Prinzip einer in sich starren Vollkonstruktion gebaut.

Im Gegensatz dazu ist der der Warane nach dem Prinzip einer Konstruktion gebaut, die in sich nicht starr ist. Das wird einmal durch die lange, schlitzartige Form der Nasenlöcher, die hinten in die Naht zwischen Praefrontale und Frontale auslaufen, zum ande-

ren durch die von Praemaxillare und Nasale gebildete, in sich bewegliche Firstspange des Oberkiefers bedingt.

Das Praemaxillare hat die Form einer Harke, deren Stiel der Proc. frontalis (ascendens, nasalis) ist. Dieser wird in den meisten Fällen zu einem langen, median-sagittal orientierten Knochenblatt, das in den rostralen Schlitz des meist unpaaren Nasale eingekleimt ist. Die Naht zwischen den beiden Knochen bleibt immer erhalten. Bei manchen Formen (*V. indicus*, *Tectovaranus*) ist der aufsteigende Fortsatz des Praemaxillare eine schmale, frontal orientierte Knochenleiste, die durch Zackennaht mit dem Nasale verbunden ist. Für das Verständnis der Bewegungsvorgänge ist wichtig, daß die Firstspange nirgends in starren, knöchernen Kontakt mit den Maxillaria und Narialia kommt. Der Proc. frontalis des Praemaxillare kann sich zwar in eine Rinne zwischen die Narialia einsenken, bei Formen mit flachem Oberschädel ist das der Fall, bleibt aber immer von ihnen durch einen Spalt geschieden, der besonders deutlich bei Formen mit hohem Nasenrücken erscheint (*V. exanthematicus* (Abb. 8)). Das Nasale ist zu einem Verbindungselement zwischen Frontale und Praemaxillare geworden und hat seine Bedeutung als Dach der Nasenhöhle verloren. Das Nasale ist zumeist unpaar, doch treten gelegentlich auch erwachsene Stücke mit paarigen Nasalia auf (*salvator* u. a.; vgl. Mertens, 1942). Das Nasale ist eine nach vorne sich verschmälernde, frontal orientierte Platte, die rostral in zwei sehr schmale, sagittal stehende Leisten ausläuft, die den Proc. frontalis des Praemaxillare durch lockere seitliche Anlagerung umfassen. Die Naso-Praemaxillarnaht kann so locker sein, daß beide Knochen gegeneinander verschoben werden können (*V. komodoensis*). Bei *V. niloticus* ist sie meist fester, doch bleibt die Beweglichkeit innerhalb der Firstspange erhalten. Bei Waranen wurde nie eine Verschmelzung zwischen Nasale und Praemaxillare beobachtet. Bei *V. salvator* wirkt sich die Durchbiegung der Firstspange in ihrer halben Länge am stärksten aus; bei *V. (Dendrovaranus) rudicollis* ist sie nur schwach, was durch die bei dieser Art sehr langen Narialia, die die Bewegung behindern können, erklärlich ist. Die vom Proc. frontalis des Praemaxillare und den rostralen Fortsätzen des Nasale gebildete Firstspange bildet in Höhe der Stelle, wo die Durchbiegung erfolgt, eine sagittal stehende Leiste, die über die Kante gebogen werden müßte. Sie würde einer solchen Durchbiegung deshalb größten Widerstand entgegensetzen, wenn nicht die bewegliche Naso-Praemaxillarnaht diese

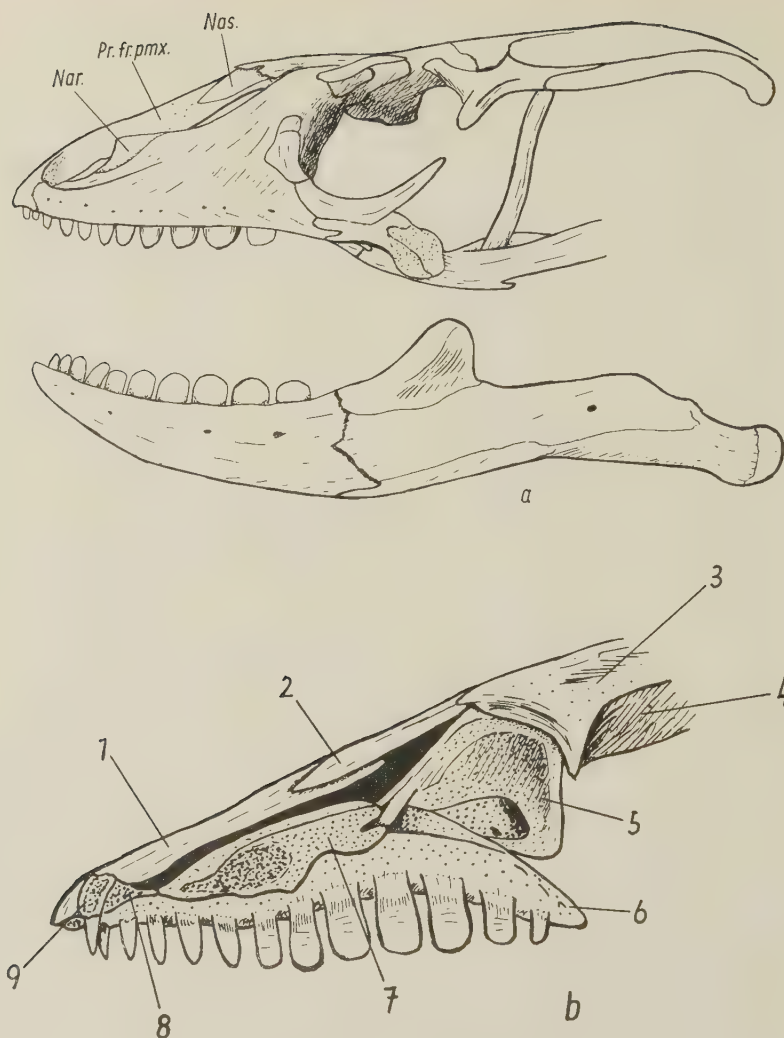


Abb. 8. Morphologie der naso-praemaxillaren Firstspange von *Varanus*
 a) *Varanus exanthematicus microstictus* (SMF 33 261), Lateralansicht

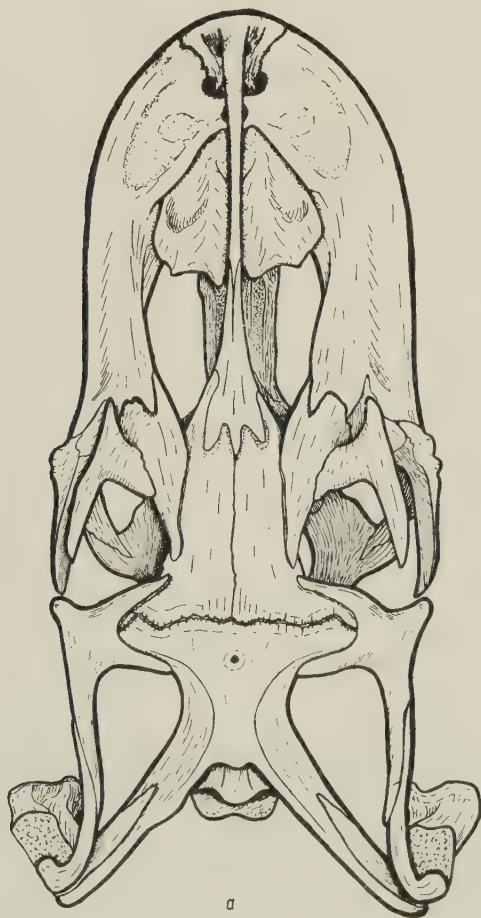
b) *Varanus niloticus*, Präparat des Museums Wiesbaden

Linke Kieferhälfte fehlt. Man blickt auf die linke Seitenfläche der Firstspange und auf die Medialfläche der rechten Kieferknochen

- 1 Proc. frontalis des Praemaxillare
- 2 linker Rostralfortsatz des Nasale
- 3 linkes Frontale, Anlagerungsfläche für das Praefrontale
- 4 Orbitalfläche des rechten Frontale
- 5 rechtes Praefrontale
- 6 rechtes Maxillare
- 7 rechtes Nariale
- 8 Gaumenfortsatz des Praemaxillare
- 9 Corpus des Praemaxillare mit Anlagerungsfläche für das linke Maxillare

Bewegungen gestattete. Daher ist verständlich, daß diese nie obliteriert. In diesem Zusammenhang ist auch die grazile Bauart der Firstspange zu verstehen, die besonders bei breitschädelligen Formen auffällt, wie z. B. bei dem stark kinetischen Schädel von *V. komodoensis* (Abb. 9).

Die Nasenlöcher laufen bei den Waranen caudal schlitzförmig in die lockere Naht zwischen Praefrontale und Frontale aus. Infolge der weiten Erstreckung der Nasenlöcher nach hinten ist das Praefrontale die einzige direkte Verbindung des hinteren Abschnittes des Oberkiefers mit dem Schädeldach; vgl. dagegen *Tupinambis*, Abb. 7. In der Naht zwischen Frontale und Praefrontale können



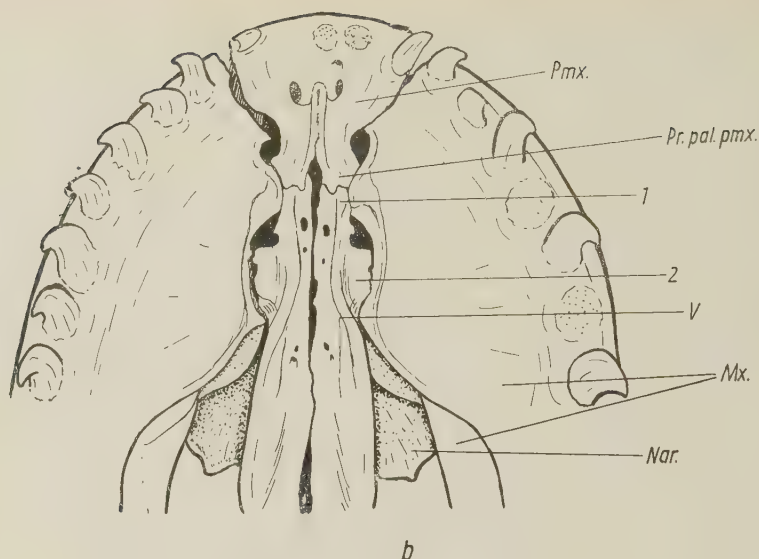


Abb. 9. Schädel von *Varanus komodoensis* (SMF 23 189; Coll. Mertens)
 a) Dorsalansicht
 b) Gaumenansicht der Kieferspitze
 1, 2 = vorderer und hinterer Maxillarfortsatz des Vomer; Mx = Maxillare; Nar = Nariale;
 Pmx = Praemaxillare; beachte die lockere Verbindung mit dem Maxillare, die seitliche
 Bewegungen desselben ermöglicht; Pr. pal. pmx. = Proc. palatinus des Praemaxillare

zwischen den beiden Knochen gleitende Verschiebungen unter einem vom Maxillare ausgehenden Druck erfolgen, die zur Folge haben, daß Firstspange und Maxillare ihre Lage zueinander in deutlich erkennbarem Ausmaß verändern können. Das ist, neben der Beweglichkeit der Firstspange des Oberkiefers, die zweite Besonderheit des kinetischen Waranschädels, die jedoch nicht bei allen Arten so deutlich ausgeprägt ist wie bei *V. komodoensis* und *salvator*.

Die Verbindung zwischen Frontale und Praefrontale zeigt einen Bau, der verständlich macht, daß auch bei starker Belastung ein Abgleiten nicht möglich ist.

Der orale Lateralrand des Frontale zeigt eine unregelmäßig gestaltete Anlagerungsfläche für das Praefrontale. Diese ist bei *niloticus*, der die differenziertesten Verhältnisse zeigt, hinten stark vertieft und dorsal und ventral durch Seitenkanten des Frontale eingefast, so daß der caudale Fortsatz des Praefrontale hier sicherer geführt und gelagert ist, vorne aber lateral konvex und nicht durch

Kanten des Frontale gesichert ist. Dem entspricht die Medialfläche des Praefrontale, die nasal konkav und durch Medialkanten gesichert, caudal aber konvex und ungesichert ist. Bei den sagittalgleitenden Bewegungen des Praefrontale am Frontale wird daher die caudale Berührungsstelle, wo das Praefrontale in das Frontale eingesenkt ist und etwas umfaßt wird, der fixierte Teil sein, während vorne die stärkere Bewegung stattfinden wird, wo das Praefrontale das Frontale schalenartig umfaßt. Am Bänderpräparat von *salvator* ist dies auch erkennbar.

Die Biegsamkeit der naso-praemaxillaren Firstspange und der fronto-praefrontalen Verbindung bedingt auch die lockere Struktur der Knochenverbindungen des Gaumens, auf die wir hier nicht näher eingehen, sowie der zwischen Maxillare und Praefrontale und Lacrimale und Praefrontale und Palatinum, die in sehr deutlichem Gegensatz zu den hier stets sehr festen, bei adulten Stücken obliterierenden Nähten bei *Tupinambis* steht. Bei den Waranen ist davon besonders auch die Schnauzenspitze betroffen, in der sich Vomer, Maxillaria und die verschmolzenen Praemaxillaria treffen, miteinander aber nur locker syndesmotisch verbunden sind, so daß sie gegeneinander beweglich sind. Daher sind auch selbständige, wohl nur passiv erfolgende Bewegungen der Firstspange möglich, die ohne Beteiligung der Maxillaria gebogen werden kann.

Am Corpus des verschmolzenen Praemaxillare (Abb. 9) entspringt jederseits ein kräftiger, stumpfer Proc. maxillaris, der lateral eine unregelmäßig gestaltete, rauhe Berührungsfläche für die Syndesmoose mit dem Maxillare trägt. Diese ist immer sehr locker, auffallender Weise auch bei muschelfressenden Formen (*V. niloticus*). Ventral entspringen an dem bezahnten Körper des Praemaxillare die beiden caudal gerichteten Gaumenfortsätze (Proc. palatini), die sich von ventral an die Vorderenden der Vomer anlegen und lateral mit den rostralen Teilen der Gaumenfortsätze der Maxillaria in Verbindung treten. Die Vomer sind immer paarig und durch einen niemals obliterierenden Spalt, der klaffen kann (*V. komodoensis*), voneinander geschieden. Der interpterygoideale Spalt des Munddaches läuft in den Spalt zwischen den Vomer aus. Caudal verbinden sich die Vomer mit dem rostro-medialen Fortsatz des Palatinum; diese Verbindung ist bei *V. komodoensis* erheblich beweglich, ähnlich auch bei *V. niloticus*, bei *V. exanthematicus* dürfte sie dagegen fest sein. Rostral verbinden sich die Vomer sowohl mit den Praemaxillaria, als auch mit den Maxillaria. Mit dem

Maxillaria besteht eine doppelte Verbindung: Die rostrale Vomero-maxillar-Verbindung schließt direkt an die Verbindung mit dem Praemaxillare an. Sie ist bei *V. komodoensis* sehr locker, fester bei *V. niloticus* und *exanthematicus*. Die caudale Verbindung erfolgt zwischen den lateralen, etwas vorspringenden Seitenkanten der Vomeris und dem hinteren Abschnitt der Gaumenfortsätze der Maxillaria. Bei *V. komodoensis* ist diese Verbindung sehr locker, bei *V. niloticus* und *exanthematicus* lockerer als die rostrale. Diese Art der Knochenverbindungen an der Schnauzenspitze, die in deutlichstem Gegensatz zu den bei *Tupinambis* gefundenen Verhältnissen steht, zeigt, daß hier Verschiebungen zwischen den einzelnen Knochenelementen möglich sind.

De Jong hat die Beweglichkeit des Oberkiefers in sich bei *V. komodoensis* auch erkannt, aber, soweit ich sehe, hauptsächlich auf eine seitliche Beweglichkeit des Maxillare geachtet. Bei *V. komodoensis* sind sämtliche Nähte zwischen den die Oberkiefer zusammensetzenden Knochen sehr breit und locker. Ich konnte sie nur am Trockenschädel, nicht am frischen Tier untersuchen. Sie erwecken durchaus den Eindruck, als ließen sie im Leben Bewegungen zu. Diese wurden von de Jong erwähnt, aber nicht ausführlicher beschrieben: „... daß die Skelettstücke des Munddaches und des Mundrandes, mit Ausnahme des Intermaxillare, links und rechts je als Ganzes beweglich sind. Diese Bewegung geschieht in transversaler Richtung und hat ..., eine Verbreiterung des Munddaches zufolge. ... Aller Wahrscheinlichkeit nach wird diese Bewegung rein mechanisch verursacht durch die Beute, und der Grad der Ausbiegung sei dann abhängig von ihrer Größe“ (Sperrung von mir). Eine solche laterale passive Bewegung ist nur möglich, wenn die Oberkieferknochen nachgiebig miteinander verbunden sind. Damit stehen die Angaben von de Jong mit meinen Beobachtungen an *V. komodoensis* im Einklang.

V. Zusammenfassung

Der Schädel von *Tupinambis* ist höchstens bei sehr jungen Exemplaren passiv in sich beweglich. Der starre Bau der Post-orbitalspange und des oberen Jochbogens schließt aktive meso-kinetische Bewegungen aus. Die Metakinetik, die Versluys als ursprünglichen Zustand annahm, hat sich später als hypothetisch erwiesen. Bei *Tupinambis* ist aus der bestehenden Akinetik die bei alten Tieren nachweisbare Synostosierung der für die inneren

Schädelbewegungen wichtigen Gelenke (hintere und vordere Beugungslinie, otikales Quadratgelenk, ventrales Gelenk des Epipterygoides) verständlich.

Der Schädel der Warane ist mesokinetisch, in der hinteren Beugungslinie erfolgen keine Bewegungen. Die vordere Beugungslinie liegt in der Fronto-Parietalnaht und ist immer, wenn auch in verschiedenem Ausmaße, beweglich. Da die Postorbitalspange durchbrochen ist und die Verbindung zwischen dem Frontale und dem Postfronto-Postorbitale sehr locker ist und gleitende Bewegungen gestattet, werden mesokinetische Bewegungen nicht gesperrt.

Abgesehen von der Mesokinetik tritt bei Waranen auch eine rhynchokinetische Bewegungsmöglichkeit auf, die vielleicht die größere Bedeutung hat. Die rhynchokinetische Bewegung besteht bei den Waranen darin, daß bei einem über die Pterygoide von caudal oder von beim Zubeißen den Maxillaria von ventral kommenden Druck der Komplex der Gaumenknochen um eine senkrecht auf die Medianebene stehende Achse nach vorne und etwas nach oben geschoben wird. Die Achse, um die die Bewegung erfolgt, geht entweder durch die Fronto-Praefrontalnaht oder durch die breite, lockere Verbindung zwischen Nasale und Praemaxillare. Die Rhynchokinetik beruht bei den Waranen auf folgenden strukturellen Voraussetzungen: Die sehr schmale Firstspange des Oberkiefers kann in der Naso-Praemaxillar-Naht in sagittaler Richtung durchgebogen werden. Das sehr lange, schlitzförmige Nasenloch läuft hinten in die Naht zwischen Frontale und Praefrontale aus, welche verschieblich ist, so daß die Firstspange und die Oberkiefer ihre Lage zueinander verändern können. Diese Bewegungen innerhalb des Oberkiefers werden durch die lockeren syndesmotischen Verbindungen der Knochen an der Kieferspitze und im Gaumenskelett ermöglicht. Die Gaumenspangen können ungefähr in Höhe der Stelle der stärksten Verformbarkeit der Firstspange und der Fronto-Praefrontalnaht, also dort wo sich die Biegung für sie am stärksten auswirkt, in den Syndesmosen (Vomer-Palatinum, Pterygoid-Palatinum, Maxillare-Palatinum, Transversum-Maxillare) verformt werden. Daher liegen diese Knochenverbindungen ziemlich eng zusammen in Höhe der stärksten Durchbiegungsmöglichkeit der Firstspange und der Fronto-Praefrontalnaht.

Neben den beschriebenen Bewegungsmöglichkeiten sind noch die dehnenden Bewegungen des ganzen Kiefer-Gaumensystems zu erwähnen, die rein passiv beim Schlingen großer Beutestücke aus-

geführt werden. An dieser Stelle soll darauf nicht weiter eingegangen werden; vgl. dazu de Jong (1926).

Rhynchokinetik wurde auch bei Vögeln mit schizorhinen Oberkiefern beschrieben und der Begriff der Rhynchokinetik wurde am Vogelschädel geprägt (Hofer, 1954). Bei schizorhinen Vogelschnäbeln ist das Nasenloch nach hinten schlitzartig ausgezogen, so daß es verschieden tief in die Schnabelwurzel einschneidet. Dadurch werden die Maxillarspangen der Nasalia nicht gegen den Schnabelfirst versteift und können gegen einen von ventral oder caudal kommenden Druck nachgeben. Dadurch kommt es zu einer Verschiebung der First- und Kieferspangen gegeneinander, die nach oben an verschiedenen Stellen durchgebogen werden können. Die Durchbiegung der Firstspange erfolgt immer weiter rostral als die der Kieferspange und der Maxillarspangen der Nasalia. Die Durchbiegung der Firstspange und die Nachgiebigkeit der Maxillarspangen der Nasalia sind also miteinander verständlich. Den analogen Fall finden wir bei den Waranen, bei denen die Verformbarkeit der Firstspangen, die auf ganz anderen morphologischen Gegebenheiten beruht, nur im Zusammenhang mit der Nachgiebigkeit der Fronto-Praefrontalnaht verständlich ist. Das Kennzeichnende der Rhynchokinetik ist die Verformbarkeit des Oberkiefers in sich, infolge einer besonderen Nachgiebigkeit innerhalb der Firstspange, und innerhalb der Verstrebung zwischen Kiefer und Firstspange. Hierin besteht Übereinstimmung bei den verglichenen analogen Fällen. Der grundsätzliche morphologische Unterschied besteht in den den Kiefer aufbauenden und von der Rhynchokinetik betroffenen Knochen und darin, daß die Oberkieferspitze bei den Vögeln, im Gegensatz zu den Waranen, immer starr gefügt ist.

VI. Schrifttum

Umfangreiche Literaturangaben zur Morphologie des Echsenschädels, sowie zu dem Problem seiner Kinetik findet man bei Versluys (1936), de Beer (1937) und Romer (1956); hier sind nur die im Text verwerteten Arbeiten angegeben.

Bahl, K. N.: Skull of *Varanus monitor* (Linn). Rec. Indian Mus. **39** (1937).
de Beer, R.: The development of the Vertebrate skull. Oxford 1937.

Bellairs, A. d'A.: Observations on the Cranial Anatomy of *Anniella*, and a Comparison with that of other burrowing lizards. Proc. Zool. Soc. London **119**, Part IV (1949).

— Observations on the snout of *Varanus* and a Comparison with that of other lizards and snakes. J. Anat. **83** (1949).

- Barry, T. H.: Contributions to the cranial Morphology of *Agama hispida* (Linn). Ann. Univ. Stellenbosch **29**, Sect. A, Nr. 2 (1953).
- Bradley, O. Ch.: The muscles of mastication and the movements of the skull in the Lacertilia. Zool. Jb. Anat. **18** (1903).
- Brock, G. T.: The Skull of *Acontias meleagris*, with a study of the affinities between Lizards and Snakes. Linn. Soc. Journ.-Zool. **41** (1941).
- Dullemeijer, P.: The functional Morphology of the head of the common viper, *Vipera berus*. Arch. neerl. Zool. **12** (1955).
- A Comparative Functional-anatomical Study of the Heads of some Viperidae. Morph. Jb. **99** (1959), 881—985.
- El-Toubi, M. R.: The osteology of the Lizard *Scincus scincus* (Linn). Egyptian Univ. Bull. Fac. Sci. Nr. **14** (1938).
- Engelbrecht, Z.: Contributions to the Cranial Morphology of the Chamaeleon *Microsaura pumila* Daudin. Ann. Univ. Stellenbosch, Sect. A, **27** (1951).
- Fiedler, W.: Beiträge zur Morphologie der Kiefermuskulatur der Oscines. Zool. Jb. Anat. **71** (1951).
- Frank, G. H.: Contribution to the Cranial Morphology of *Rhampholeon platyceps* Günther. Ann. Univ. Stellenbosch **27**, Sec. A, Nr. 2 (1951).
- Haas, G.: Über das Kopfskelett von *Chalcides güntheri* (*Seps monodactylus*). Acta Zoologica **17** (1936).
- Hofer, H.: Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und deren Zusammenhänge mit dem Bau des knöchernen Gaumens und mit der Kinetik des Schädels bei den Knochenfischen. Zool. Jb. Anat. **69** (1945).
- Die Gaumenlücken der Vögel. Acta Zool. **30** (1949).
- Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel. Intern. Ornith. Kongreß Basel (1954).
- de Jong, J. K.: Die Bewegungen im Schädel von *Varanus komodoensis*. Zool. Anz. **70** (1927).
- Kritzinger, C. C.: The cranial Anatomy and Kinesis of the South African Amphisbaenid *Monopeltis capensis* Smith. South Afr. J. Sci. **42** (1946).
- Lakjer, T.: Studien über die trigeminus-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. Kopenhagen 1926.
- Studien über die Gaumenregion bei Sauriern etc. Zool. Jb. Anat. **49** (1927).
- Malan, M. E.: Cranial anatomy of the genus *Gerrhosaurus*. South Afr. J. Sci. **37** (1940).
- Contributions to the Comparative Anatomy of the Nasal Capsule and the Organ of Jacobsohn of the Lacertilia. Ann. Univ. Stellenbosch **24**, Sect. A (1946).
- McDowell, S. B., und Ch. M. Bogert: The Systematic position of *Lanthanotus* and the Affinities of the anguimorph lizards. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **105**, Art. 1 (1954).
- Mertens, R.: Die Familie der Warane (Varanidae). Abh. Senckenberg. Naturf. Gesellschaft, Abh. 462, 465, 466 (1942).
- Merwe, N. J. van de: Die Skedelmorfologie van *Acontias meleagris* (LINN). Sep. ohne Angaben.

- Möller, W.: Biologisch-anatomische Studien am Schädel von *Ara macao*. Morph. Jb. **70** (1932).
- Pletzen, R. van: The Cranial Morphology of *Cordylus*, with special reference to the cranial Kinesis. Ann. Univ. Stellenbosch **24**, Sect. A (1946).
- Poglayen-Neuwall, I.: Untersuchungen über die Trigemini-muskulatur von *Hatteria*. Z. wiss. Zool. **157** (1953).
- Die Kiefermuskulatur der Eidechsen und ihre Innervation. Z. wiss. Zool. **158** (1954).
- Romer, A. S.: Osteology of the Reptiles. Univ. Chicago Press (1956).
- Rao, M. K. M., und L. S. Ramaswami: The fully formed Chondrocranium of *Mabuya* with an account of the adult Osteocranium. Acta Zool. **33** (1952).
- Siebenrock, F.: Zur Kenntnis des Kopfskelettes der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden. Ann. k. k. Naturhist. Hofmus. Wien, **7** (1892).
- Das Skelett der *Lacerta Simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. Akad. Wiss. Wien. Sitz. Ber. Math. Naturw. Kl. 103, Abt. 1 (1894).
- Das Skelett der Agamidae. Ibid (1895).
- Starck, D.: Beobachtungen an der Trigemini-muskulatur der Nashornvögel. Morph. Jb. **84** (1940).
- Underwood, G.: On lizards of the family Pygopodidae. J. Morph. **100** (1957).
- Versluys, J.: Streptostylie bei Dinosauriern . . . Zool. Jb. Anat. **30** (1910).
- Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Saurosiden. Zool. Jb. Suppl. **15**, Bd. **2** (1912).
- Zangerl, R.: Contributions to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae. Am. Midland Nat. **31** (1944).

Prof. Dr. H. Hofer

Gießen/Lahn, Friedrichstraße 24

Über umwegige Entwicklungsvorgänge an den Wirbelkörpern des Menschen

Von

P. Dziallas und H. Lippert

Mit 7 Abbildungen und 7 Tabellen

(Eingegangen am 17. September 1959)

1931 prägte Nauck den glücklichen Begriff „umwegige Entwicklung“ für ontogenetische Vorgänge, bei denen ein früheres Fetalstadium dem Erwachsenen ähnlicher ist als ein späteres, so daß die Entwicklung gewissermaßen einen Umweg geht. Solche Prozesse wurden schon hundert Jahre früher beschrieben, als Virchow 1857 aufzeigte, daß der Sattelwinkel der Schädelbasis vom dritten Embryonalmonat zur Geburt hin größer wird, um dann bis zur Pubertät wieder auf die ursprüngliche Größe abzunehmen. Inzwischen sind zahlreiche umwegige Entwicklungen beschrieben worden. Wir möchten auf die am hiesigen Institut von Mayet (1950, 1952) und Hipp (1953, 1955) über eine Reihe von Fragen aus dem Gebiet der Extremitätenentwicklung durchgeführten Untersuchungen hinweisen, die mit den Methoden der biologischen Statistik ausgewertet wurden. Sie haben die Darstellung bestimmter Entwicklungsvorgänge damit auf gesicherte Grundlagen gestellt.

Als Vorbedingungen der umwegigen Entwicklung nennt Nauck sechs Faktoren:

1. Akzeleration der Entwicklung eines Teiles gegenüber einem anderen.
2. Verschiedener Zeitpunkt der histogenetischen Differenzierung.
3. Unterschiedliche Größenordnung der sich korrelativ bildenden Körperregionen.
4. Verschiedene Orte des Angreifens der gestaltenden Einflüsse.

5. Ungleichmäßiges Wachstum benachbarter Teile.
6. Von außen her einwirkende mechanische Kräfte.

Der zuletzt genannte Faktor, die von außen her einwirkenden Kräfte, wurde zum Ausgangspunkt unserer Überlegungen über die spätembryonale Entwicklung der Wirbelkörper des Menschen. Nach der „Pfeilertheorie“ (Nauck, 1932) kommt es zu einer Vergrößerung der Sagittalmaße der Wirbelkörper mit zunehmender Belastung, es bildet sich also ein ventraler Widerstands- oder Stützpfeiler aus. Beim aufgerichteten Menschen findet sich dieser „Pfeiler“ vor allem im Bereich der Brustkyphose, bei Vierfüßern mit schwerem Kopf (Nashorn) im Zervikalabschnitt, während er an den wenig druckbelasteten Wirbelsäulen der Wassersäuger völlig fehlt. Nauck hat in einer weiteren Studie (1939) zur Stützung seiner Pfeilertheorie nachgewiesen, daß die Transversalmaße der Wirbelkörper im Verhältnis zu den Sagittalmaßen beim Erwachsenen wesentlich kleiner sind als beim Embryo oder Kleinkind.

Die fetale Entwicklung ist durch eine zunehmende Beengung der Frucht durch den Fruchthälter gekennzeichnet, wodurch jene zu einer Abkuglung gezwungen wird, was sich in einer leichten Kyphosierung der Wirbelsäule — über die Brustwirbelsäule hinausgreifend — ausdrückt. Diese Kyphose wird jedoch nicht wie beim Erwachsenen als Stützpfeiler in Anspruch genommen, im Gegenteil soll eine möglichst gute Beweglichkeit im Hinblick auf die Geburt gewährleistet bleiben. Vergleicht man die funktionelle Struktur der Wirbelkörper mit einem T-Träger, bei welchem der Widerstand gegen Biegung von der Größe der Vertikalkomponente des T abhängt, so wird die Ventralflexionsmöglichkeit der Wirbelsäule, wenn man von den Bändern absieht, umgekehrt proportional der Länge der Sagittalmaße der Wirbelkörper sein. Die von den intrauterinen Raumbedingungen geforderte zunehmende Beugungsfähigkeit der Wirbelsäule läßt daher für die Fetalzeit einen zur postnatalen Entwicklung gegenteiligen Prozeß erwarten, nämlich eine relative Abnahme der Sagittalmaße. Der Überprüfung dieser Hypothese sind die folgenden Untersuchungen gewidmet.

Literatur

Als erster scheint Minot (1894) eine Vorstellung über die embryonale Ausformung der Wirbelkörper gewonnen zu haben. Die Gestaltungsvorgänge werden danach noch im Knorpelstadium der

Wirbelsäule beendet. „Die Morphologie der Wirbelsäule ist im knorpeligen Stadium bereits vollständig ausgeprägt; bei der darauffolgenden Verknöcherung wird an der Form und den anatomischen Beziehungen der Wirbel im wesentlichen nichts geändert.“ Ein schlüssiger Beweis für diese Hypothese stand allerdings aus Mangel an entsprechenden Untersuchungen noch aus.

Broman (1911) vertritt mit Bezug auf Aeby (1879) die Auffassung, daß die Körper der knorpeligen Wirbelsäule menschlicher Embryonen alle fast die gleiche Höhe besitzen. „Dasselbe ist noch zur Zeit der Geburt, wenn auch nicht mehr ganz so ausgeprägt, der Fall.“ In Claras Entwicklungsgeschichte findet sich folgende Angabe: „Die einzelnen Wirbel erscheinen zunächst gleichartig, erst gegen Ende des intrauterinen Lebens beginnen sich die Wirbel der einzelnen Abschnitte zu unterscheiden. An den Brust- und Lendenwirbelkörpern kommen während der Embryonalzeit wesentliche Gestaltveränderungen überhaupt nicht zustande. Die funktionelle Gestalt der Brustwirbelkörper bildet sich erst mit der Inanspruchnahme der Brustwirbelsäule durch Längsbelastung aus, entsteht also als funktionelle Anpassung.“ Im übrigen ist die Lehrbuchliteratur arm an einschlägigen Angaben. Clara scheint sich im wesentlichen auf die Untersuchungen von Nauck (1939) zu beziehen. Dieser veröffentlichte die Transversal- und Sagittalmaße der Wirbelkörper von 25 Feten von 75 mm SSL bis zum Neugeborenen, übrigens die einzige bisherige Untersuchung der Wirbelkörper in der Spätembryonalzeit. Die an kleinen Feten (16, 25, 49 mm) von Nauck durchgeführten Messungen sind für uns ohne Belang. Nauck scheint es in dieser Arbeit lediglich auf einen Nachweis seiner Pfeilertheorie angekommen zu sein, nicht dagegen auf eine grundsätzliche Klärung der spätembryonalen Wirbelsäulenentwicklung. Er berücksichtigt nur die Brust- und Lendenwirbel und von diesen auch wieder nur die oben genannten Maße.

Untersuchungen über die postnatale Entwicklung der Wirbelkörper liegen bereits aus dem 19. Jahrhundert vor, insbesondere von der Aebyschen Schule (Ravenel, 1877; Aeby, 1879; Moser, 1889), in denen jedoch das Augenmerk hauptsächlich auf die Beziehung der einzelnen Regionen der Wirbelsäule zu ihrer Gesamtlänge gerichtet wurde. Wichtig ist vor allem die Arbeit Aebys, da er dort die Mittelwerte der von ihm gemessenen Transversal-, Sagittal- und Vertikalmaße der Wirbelkörper veröffentlichte, so daß wir daraus die von uns verwendeten Indizes berechnen konnten

(vgl. Tab. 2, 4, 6). Die so ermittelten Indexwerte können jedoch nur unter bestimmten Einschränkungen mit den unsrigen verglichen werden, da Aebys Meßtechnik etwas von der unsrigen abweicht. So nahm er die Sagittal- und Transversalmaße von der Kranialfläche der Wirbelkörper ab, also nicht wie wir (im Anschluß an die Empfehlung Martins) von der Mitte, was, abgesehen von spondylotischen Wirbelkörpern, nur eine geringe Abweichung von unseren Werten bedeuten dürfte. Erheblich wird die Differenz jedoch bei den Vertikalmaßen, die Aebys an der Ventralseite der Wirbelkörper nach Entfernung des Lig. longitudinale anterius feststellte. Beim Neugeborenen und Kleinkind erscheint dies insofern bedenklich, als hierbei die Konvexität der Wirbelkörperdeckplatten unberücksichtigt bleibt, die sich in einem ventralwärts deutlichen Auseinanderweichen der einander gegenüberliegenden Wirbelkörperkranial- und -kaudalflächen ausdrückt. Damit wird das Vertikalmaß des Wirbelkörpers zu klein, das der bikonkaven Bandscheibe zu groß. Dementsprechend sind die vertiko-transversalen und vertiko-sagittalen Wirbelkörperindizes, die aus den Meßwerten Aebys für den Neugeborenen und das Kleinkind berechnet wurden, wesentlich niedriger als die vergleichbaren unsrigen. Deshalb wurden in Abb. 3 und 4 nur die Meßwerte Aebys am Erwachsenen verwendet, bei welchen der entsprechende Fehler geringer ist. Zuletzt sei noch erwähnt, daß Aebys über die Zusammensetzung seines Neugeborenenmaterials keine nähere Auskunft gibt, doch ist nach den Meßwerten und den Indizes anzunehmen, daß es sich nicht um völlig reife Neugeborene, sondern auch um Frühgeburten verschiedenen Alters handelt.

Material und Methodik

Zur Präparation kamen 91 menschliche Frühgeburten und Neugeborene nach üblicher Alkohol-Formalin-Phenol-Konservierung, von denen jedoch 11 wegen Variationen der Wirbelzahl (über welche unter anderem in einer weiteren Arbeit berichtet wird, Lippert und Dziallas) ausgeschieden werden mußten, so daß 80 Feten in die Statistik eingingen. An der freigelegten Wirbelsäule wurden mit einer Noniusschieblehre die Transversalmaße in der Mitte der Wirbelkörper auf $\frac{1}{10}$ mm genau ermittelt, dann wurde die Wirbelsäule unter Anwendung größter Sorgfalt median halbiert und anschließend mit einer „Leitz-Meßlupe 6fach“ die mittleren Sagittal- und Vertikalmaße der Wirbelkörper auf $\frac{1}{10}$ mm genau abgelesen. Da sowohl Ventral- wie Dorsalflächen der Wirbelkörper dorsalwärts

konkav sind, beeinflussen geringfügige Abweichungen der Schnittführung von der Medianebene die Sagittalmaße kaum, bei den Vertikalmaßen ist die Frage median oder paramedian sowieso unbedeutend. Am Kreuzbein mußte die Technik für die Transversalmaße variiert werden, da diese Maße einer direkten Bestimmung nur im Horizontalschnitt, der die weitere Arbeit jedoch stören würde, zugänglich wären. Es wurde daher der Abstand der Foramina sacralia pelvina ermittelt und das Breitenmaß der Sakralwirbelkörper als arithmetisches Mittel der Abstände der jeweils darüber und darunter gelegenen Foramina sacralia pelvina geschätzt. Insgesamt wurden etwa 8000 Messungen vorgenommen. Um Fehler durch die „persönliche Gleichung“ zu vermeiden, teilten wir uns die Arbeit so, daß einer von uns (Dziallas) alle präparatorischen Aufgaben, der andere (Lippert) alle Messungen und Berechnungen ausführte.

Um einen optimalen Nutzeffekt zu erzielen, also bei kleinstem Material die größtmögliche Aussage zu ermöglichen, wurden die Untersuchungen an einer streng geordneten Embryonenreihe durchgeführt, d. h., die Feten wurden nach der Scheitel-Steiß-Länge so ausgewählt, daß für die Längen von 90 bis 230 mm SSL für jeden vollen Zentimeter je zwei männliche und zwei weibliche, für die Längen von 240 bis 350 mm SSL jeweils eine männliche und eine weibliche Wirbelsäule präpariert wurden. Infolge Materialschwierigkeiten mußten vier Feten aus der genannten Reihe ausfallen (♂ 90, 260, 340 mm SSL, ♀ 340 mm SSL), so daß im Untersuchungsmaterial 39 männlichen Wirbelsäulen 41 weibliche gegenüberstehen. Embryonen unter 90 mm SSL wurden wegen unzureichender Meßgenauigkeit nicht in die Untersuchung einbezogen. Zur statistischen Auswertung wurden jeweils drei Größen zu einer Gruppe zusammengefaßt, also 90 + 100 + 110; 120 + 130 + 140; 150 + 160 + 170 mm SSL usw., wobei eine gesonderte Behandlung der männlichen und weiblichen Wirbelsäulen unterblieb, da sonst die einzelnen Gruppen sehr schwach und damit eine signifikante Aussage über einen etwaigen Geschlechtsdimorphismus unmöglich geworden wäre.

Da für die aufgeworfene Hypothese nicht die absoluten Maße, sondern die Beziehungen der einzelnen Maße zueinander interessant sind, wurden aus den arithmetischen Gruppenmitteln Indizes in Anlehnung an Martin berechnet. Dabei wurde das Prinzip: „kleineres Maß durch größeres Maß“ beibehalten, um die Indizes zwecks leichter graphischer Darstellung in der Regel unter 100 zu halten.

doch wurde aus logischen Gründen von der Nomenklatur Martins abgewichen. Martin benennt einen Index: Sagittalmaß durch Transversalmaß (mal 100) = „transverso-sagittalen“ Index; es erscheint uns jedoch richtiger, diesen Index „sagitto-transversal“ zu nennen, also sagittal zu transversal.

Sagitto-transversaler Wirbelkörperindex

$$= \frac{\text{mittlerer sagittaler Wirbelkörperdurchmesser}}{\text{mittlerer transversaler Wirbelkörperdurchmesser}} \cdot 100\%$$

Vertiko-transversaler Wirbelkörperindex

$$= \frac{\text{mittlerer vertikaler Wirbelkörperdurchmesser}}{\text{mittlerer transversaler Wirbelkörperdurchmesser}} \cdot 100\%$$

Vertiko-sagittaler Wirbelkörperindex

$$= \frac{\text{mittlerer vertikaler Wirbelkörperdurchmesser}}{\text{mittlerer sagittaler Wirbelkörperdurchmesser}} \cdot 100\%$$

$$\text{oder: } I_{st} = \frac{D_s}{D_t} \cdot 100\%; \quad I_{vt} = \frac{D_v}{D_t} \cdot 100\%; \quad I_{vs} = \frac{D_v}{D_s} \cdot 100\%.$$

Man beachte, daß die vorstehend definierten Indizes sachlich mit den Martinschen übereinstimmen, jedoch die Namen umgestellt wurden. Die Abbildungen folgen in der Abszisseneinteilung der von Lippert (1960) angegebenen Methodik der graphische Darstellung spätembryonaler Entwicklungsprozesse. Aus Gründen größerer Übersichtlichkeit wurde in Abb. 1 nur jede zweite Größen-Gruppe berücksichtigt (also 100, 160, 220 usw. mm SSL); dadurch konnten die Zufallsschwankungen vermindert werden, ohne daß gleitende Durchschnitte berechnet werden mußten. Ähnlich wurden in Abb. 2 bis 4 die Kurven nicht für alle präsakralen Wirbel, sondern nur für jeden dritten dargestellt (C_3 , C_6 , Th_2 usw.), in Abb. 5 nur für S_1 , S_2 , S_5 .

Ergebnisse und Diskussion

Da die Tabellen und Abbildungen die Ergebnisse, wie wir hoffen, bereits übersichtlich darstellen, kann die Besprechung auf die Hauptpunkte beschränkt werden.

a) Sagitto-transversale Wirbelkörperindizes (Tab. 1 und 2, Abb. 1 und 2)

Schon ein flüchtiger Blick auf Abb. 1 zeigt, daß die bisherige Lehre von der Gleichförmigkeit der embryonalen Wirbelkörper nicht zu halten ist. Bereits die Kurve für Feten von 100 mm SSL,

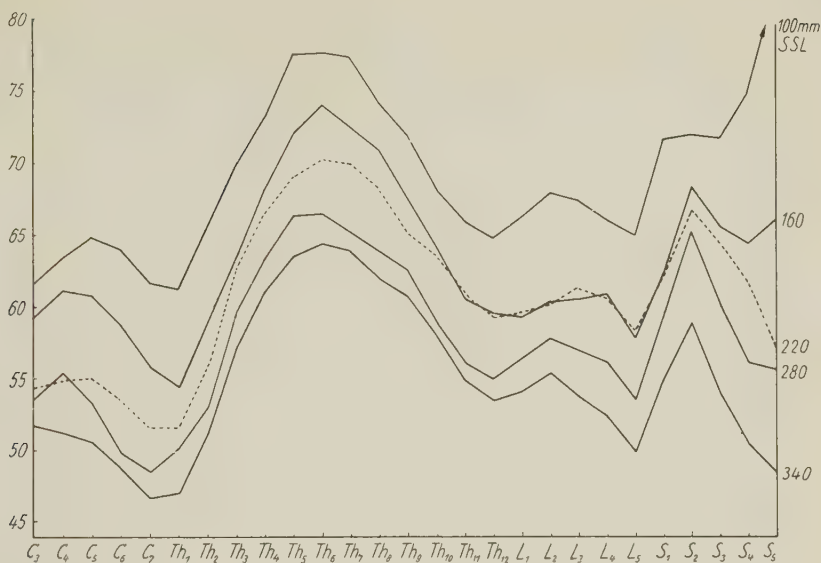


Abb. 1. Sagitto-transversale Wirbelkörperindizes
Die Kurve für Embryonen von 220 mm SSL wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit
gepunktet

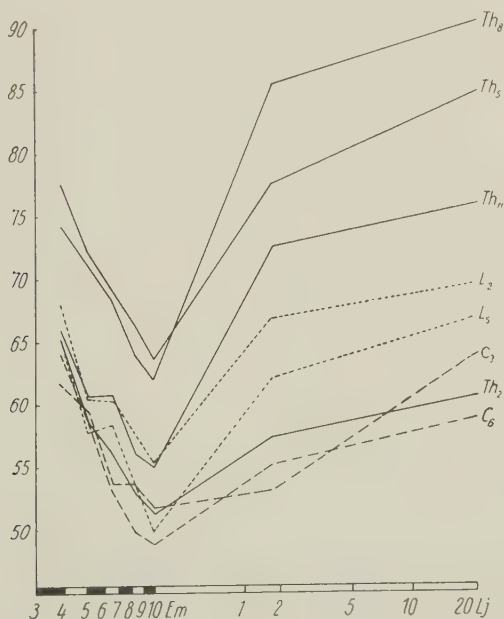


Abb. 2. Sagitto-transversale Wirbelkörperindizes
— — — Halswirbel, ————— Brustwirbel, Lendenwirbel

Tabelle 1. Sagitto-transversale Wirbelkörperindizes 80 menschlicher Feten.
SSL in mm (Gruppenmittel, vgl. Text)

SSL	100	130	160	190	220	250	280	310	340
C_3	61,6	60,4	59,3	56,6	54,4	50,2	53,6	49,3	51,7
C_4	63,4	61,6	61,1	57,4	54,8	51,9	55,3	49,6	51,2
C_5	64,8	61,1	60,7	57,8	55,0	52,6	53,2	48,8	50,6
C_6	64,0	60,2	58,7	55,2	53,7	51,6	49,8	47,1	48,8
C_7	61,6	57,9	55,8	51,4	51,6	50,5	48,5	45,4	46,7
Th_1	61,2	57,5	54,4	51,8	51,6	52,7	50,1	46,3	47,0
Th_2	65,4	60,6	58,7	55,6	55,8	56,8	53,0	49,8	51,2
Th_3	69,7	65,0	63,4	59,7	62,6	63,1	59,5	55,2	57,2
Th_4	73,1	69,6	68,1	63,0	66,7	70,3	63,3	59,6	61,1
Th_5	77,7	73,5	72,1	66,2	69,2	74,1	66,4	63,0	63,6
Th_6	77,8	74,7	74,2	67,4	70,3	75,4	66,5	64,1	64,4
Th_7	77,5	72,0	72,6	67,7	70,0	74,1	65,2	64,6	63,9
Th_8	74,3	68,5	71,0	66,3	68,2	72,5	63,9	62,9	62,0
Th_9	72,1	65,2	67,7	64,0	65,2	70,4	62,6	60,8	60,8
Th_{10}	68,3	61,7	64,3	61,0	63,6	66,1	59,0	58,6	58,0
Th_{11}	66,0	60,2	60,6	58,2	60,7	62,1	56,1	55,8	54,9
Th_{12}	64,9	59,7	59,5	57,0	59,4	59,5	55,0	54,5	53,5
L_1	66,4	60,4	59,3	58,1	59,7	59,4	56,4	55,0	54,1
L_2	68,1	61,0	60,4	59,6	60,3	61,3	57,8	57,0	55,4
L_3	67,6	61,7	60,6	60,3	61,3	60,5	57,0	57,2	53,8
L_4	66,2	61,6	60,9	60,3	60,7	60,5	56,2	55,3	52,4
L_5	65,1	60,1	57,9	58,0	58,4	58,6	53,5	52,7	49,9
S_1	71,9	63,2	62,4	63,1	62,1	64,5	59,4	57,3	54,8
S_2	72,2	66,2	68,7	68,0	66,9	69,2	65,5	62,2	58,9
S_3	72,0	65,5	65,8	64,4	64,6	63,2	60,4	59,8	54,1
S_4	75,2	68,2	64,6	63,2	61,8	60,8	56,2	55,3	50,5
S_5	82,6	72,1	66,3	63,6	57,0	62,5	55,7	53,0	48,5
n	11	12	12	12	12	5	6	6	4

also der zweiten Hälfte des vierten Embryonalmonats entsprechend. weist eine deutliche Differenzierung der einzelnen Abschnitte auf: relativ niedrige Indizes im Hals- und Lendenbereich, hohe an der mittleren Brustwirbelsäule. Wir treffen damit grundsätzlich die gleichen Verhältnisse wie beim Erwachsenen an: Querovalformen der Wirbelkörper zervikal und lumbal, Kartenherzform thorakal. Die Beurteilung der absoluten Werte ist etwas schwierig, da kein

Tabelle 2. Sagitto-transversale Wirbelkörperindizes.
Vergleichswerte für die postembryonale Entwicklung von den Verff. nach
den Meßergebnissen anderer Autoren berechnet

	Aeby, 1879 Neu- geborener	Aeby, 1879 Klein- kind ¹	Aeby, 1879 Erwach- sener ♂	Aeby, 1879 Erwach- sener ♀	Ande- son, 1883 Erwach- sener	Nauck, 1932 Erwach- sener
C_3	52,1	53,1	64,9	63,3	76,4	78,1
C_4	52,9	56,6	64,2	61,8	72,4	84,7
C_5	51,5	56,6	61,4	60,7	70,4	69,4
C_6	52,7	55,0	58,5	59,3	70,6	69,9
C_7	50,0	51,6	56,8	59,5	66,5	66,7
<hr/>						
Th_1	51,8	52,1	56,7	55,2	62,0	70,4
Th_2	57,4	57,3	58,6	62,5	62,4	66,2
Th_3	61,6	66,8	65,2	70,6	74,5	73,5
Th_4	66,7	74,9	76,4	83,3	84,6	81,7
Th_5	69,2	77,6	83,9	86,4	93,4	80,8
Th_6	70,5	78,9	86,6	90,8	93,4	88,5
Th_7	71,0	82,5	89,2	89,9	93,1	89,1
Th_8	72,0	85,5	88,9	92,3	93,7	91,7
Th_9	69,3	80,1	87,9	92,9	92,2	91,3
Th_{10}	66,4	75,9	84,3	87,6	86,2	91,2
Th_{11}	62,7	72,6	75,5	76,8	81,6	80,6
Th_{11}	57,2	66,6	71,6	74,7	74,1	78,1
<hr/>						
L_1	54,7	66,2	71,1	70,9	70,9	78,7
L_2	55,8	66,8	69,9	69,6	72,5	81,7
L_3	55,3	65,3	68,3	68,0	77,1	80,0
L_4	54,9	61,9	67,4	67,4	70,0	69,9
L_5	54,9	62,1	67,6	66,0	69,3	69,7
<hr/>						
S_1	53,3	59,3	62,1	62,7	—	—
S_2	56,6	61,0	—	66,5	—	—
S_3	57,0	56,7	—	49,0	—	—
S_4	52,0	51,5	—	39,4	—	—
S_5	53,4	41,7	—	32,9	—	—
<hr/>						
n	8	4	5	8	28 ²	1

¹ $1\frac{1}{2}$ bis 4 Jahre.

² Den Vertikal- und Transversalmaßen von 53 Wirbelsäulen stehen die Sagittalmaße von nur 28 Wirbelsäulen gegenüber, da Anderson 25 Wirbelsäulen in einer abweichenden Technik sagittal vermessen hat. Obwohl nur die arithmetischen Mittel angegeben sind, ist nicht anzunehmen, daß der im Zervikalbereich auffallende Unterschied zu den Werten von Aeby auf einer einseitigen Auslese der 28 Wirbelsäulen beruht.

eindeutiges Vergleichsmaterial vom Erwachsenen zur Verfügung steht, indem die nach den Angaben verschiedener Autoren (Aeby, Anderson, Nauck, vgl. Tab. 2) berechneten Indizes recht erheblich voneinander abweichen. Mit dieser Einschränkung ist folgende Formulierung möglich: Die sagitto-transversalen Indexwerte, also die Tiefen-Breiten-Verhältnisse, der Wirbelkörper der Hals- und Lendenwirbel entsprechen beim Embryo in der zweiten Hälfte des vierten Monats etwa denen des Erwachsenen. Bei den Brustwirbeln liegen die Indexwerte des Erwachsenen noch etwas höher, die Kartenherzform ist also beim Erwachsenen ausgeprägter. Vergleicht man nun die Kurven für die einzelnen Entwicklungsstadien in Abb. 1 miteinander, so ergibt sich die grundsätzlich gleiche Form, jedoch liegt die Kurve für den älteren Embryo jeweils etwas tiefer, d. h., die sagitto-transversalen Indexwerte nehmen für alle Wirbel im Laufe des pränatalen Lebens ab. Einen genaueren Aufschluß gewährt Abb. 2. Hier ist der zeitliche Ablauf der Entwicklungsvorgänge am einzelnen Wirbel dargestellt, wobei die aus den Angaben Aeby's berechneten Indizes zur Fortsetzung in die postnatale Entwicklungsperiode herangezogen wurden. Die Gegenläufigkeit der prä- und postnatalen Entwicklung wird nun sehr deutlich, wobei besonders darauf zu achten ist, daß dieser Prozeß alle präsakralen Wirbel ohne Ausnahme erfaßt. Der Tiefpunkt ist jeweils beim Neugeborenen gegeben, der Wiederanstieg erfolgt zunächst sehr rasch: beim zweijährigen Kinde sind die Indexwerte der mittleren Embryonalzeit schon wieder erreicht, die weitere Zunahme bis zum Erwachsenen ist nur noch gering. Nun ist der Einwand zu erwarten, daß die Werte Aeby's nicht so ohne weiteres mit den unsrigen verglichen werden könnten, nachdem bereits auf verschiedene Schwierigkeiten, die sich aus der unterschiedlichen Meßtechnik ergeben, hingewiesen wurde. Dem ist zu entgegnen, daß sich aus den Untersuchungen Aeby's eine eindeutige Zunahme der Indexwerte vom Neugeborenen zum Erwachsenen hin errechnen läßt¹ und dieser Vorgang auch nach der Pfeilertheorie Naucks sinnvoll erscheint. Andererseits ist die von uns beobachtete Abnahme der Indexwerte im Embryonalleben statistisch signifikant (s. unten) und bestätigt unsere Überlegungen in der Einleitung der Arbeit. Es kann also lediglich an der absoluten Höhe der Index-

¹ Eine Signifikanzprüfung ist hierfür allerdings nicht möglich, da Aeby keine Einzelwerte, sondern nur die Mittelwerte und die Schwankungsbreite, also unzureichende Angaben für eine Variabilitätsuntersuchung, liefert.

werte, nicht aber an einem gegenläufigen Prozeß, also einer „umwegigen Entwicklung“ gezweifelt werden.

Zu erwähnen bleibt noch eine leichte Verschiebung des Maximums des Indexwertes. Dieses liegt in allen untersuchten Embryonalstadien im Bereich Th_5 bis Th_7 , beim Erwachsenen jedoch bei Th_6 bis Th_9 . Diese Erscheinung könnte mit der Pfeilertheorie Naucks erklärt werden, indem die statische Belastung der Wirbelkörper kaudalwärts zunimmt, womit das ursprüngliche Maximum durch funktionelle Einflüsse, also die Notwendigkeit der kaudalwärts stärkeren Ausbildung der Sagittalmaße, nach kaudal verschoben wird.

b) Vertiko-transversale Wirbelkörperindizes (Tab. 3 und 4, Abb. 3)

Das Höhen-Breiten-Verhältnis zeigt in den einzelnen Abschnitten der Wirbelsäule geringere Unterschiede als das Tiefen-Breiten-Verhältnis: Die Schwankungsbreite ist etwa um ein Viertel geringer. Aus Tabelle 3 entnimmt man zunächst einen Abfall des Index von C_3 nach C_7 . Auf der Höhe von C_7 und Th_1 liegt das Minimum des Index, d. h., dort ist die Breite der Wirbelkörper im Verhältnis zur Höhe am größten. Dann erfolgt ein rascher Anstieg des Index bis zum mittleren Thorakalbereich, um dann etwa die gleiche Höhe bis L_1 einzuhalten. Bei L_3 und L_4 ist dann das Maximum des Index

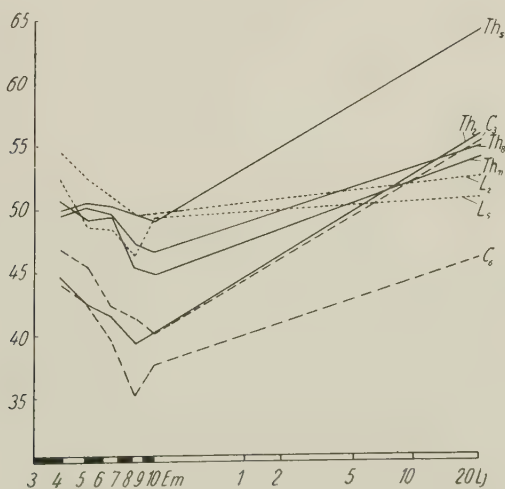


Abb. 3. Vertiko-transversale Wirbelkörperindizes

Tabelle 3. Vertiko-transversale Wirbelkörperindizes 80 menschlicher Feten

SSL	100	130	160	190	220	250	280	310	340
C_3	46,9	45,5	45,5	44,6	42,4	41,1	41,4	38,8	40,2
C_4	45,4	45,5	45,3	43,4	42,0	40,0	40,8	37,7	39,2
C_5	45,5	44,4	44,1	42,9	41,2	40,1	38,8	36,0	39,3
C_6	44,3	43,0	42,5	40,9	39,8	38,9	35,3	35,0	37,6
C_7	43,6	41,9	40,8	38,9	38,2	37,1	35,2	33,4	35,8
Th_1	42,8	41,1	40,0	39,8	38,8	38,5	36,8	34,3	36,8
Th_2	44,4	42,2	42,5	42,5	41,5	41,0	39,4	37,3	40,4
Th_3	46,9	45,3	45,3	46,3	45,8	44,0	44,5	41,0	44,9
Th_4	48,0	47,2	48,5	48,2	48,8	47,7	47,8	43,9	47,6
Th_5	49,9	50,3	50,5	50,4	50,2	49,0	49,6	46,1	49,1
Th_6	50,7	51,6	51,2	50,8	49,7	49,4	48,7	46,9	48,8
Th_7	50,4	50,6	49,9	51,0	49,9	48,6	47,5	47,5	48,0
Th_8	49,5	48,5	50,2	50,7	49,6	48,9	47,3	47,0	46,7
Th_9	50,1	48,2	49,8	50,8	49,2	48,6	47,4	46,5	46,5
Th_{10}	50,0	49,4	49,4	50,1	49,3	48,5	45,9	46,3	45,7
Th_{11}	50,8	49,8	49,3	49,7	49,5	48,1	45,4	45,0	44,8
Th_{12}	52,0	50,6	50,7	49,7	49,9	48,6	45,7	45,3	45,4
L_1	53,4	52,9	51,6	51,5	50,4	49,9	47,8	47,1	47,5
L_2	54,7	53,9	52,5	52,0	51,0	51,1	49,6	49,8	49,7
L_3	54,5	52,9	52,3	52,2	51,0	50,4	49,3	49,7	49,2
L_4	53,3	51,7	51,7	51,5	50,3	49,8	48,1	48,8	48,7
L_5	52,4	49,3	48,6	48,4	48,4	46,5	46,4	46,7	49,4
S_1	57,6	51,1	53,1	50,7	49,2	51,3	48,9	47,9	49,3
S_2	65,8	63,6	60,7	60,7	58,6	63,9	61,0	56,6	56,4
S_3	72,4	63,7	63,9	65,3	64,9	68,1	64,3	62,2	60,2
S_4	76,6	68,8	68,6	65,1	65,2	69,4	64,9	64,5	64,5
S_5	84,3	75,1	74,0	70,3	68,8	73,4	67,9	64,5	66,0
n	11	12	12	12	12	5	6	6	4

erreicht, d. h., hier sind die Wirbelkörper relativ am schmalsten. Der die sagitto-transversalen Indizes beschriebene umwegige Entwicklungsvorgang ist auch an den vertiko-transversalen Indizes zu beobachten, jedoch nicht gleichermaßen ausgeprägt: Der Abfall zur Geburt hin ist geringer, der Wiederanstieg flacher, wobei allerdings in Abb. 3 zu berücksichtigen ist, daß die nach Aeby berechneten Werte für den Erwachsenen, wie schon früher erwähnt, etwas zu niedrig sein dürften, worauf auch ein Vergleich mit den nach Anderson berechneten Indizes (Tab. 4) hinweist.

Tabelle 4. Vertiko-tranversale Wirbelkörperindizes.

Vergleichswerte für die postembryonale Entwicklung von den Verff. nach den Meßergebnissen anderer Autoren berechnet

	Aeby, 1879 Neu- geborener	Aeby, 1879 Kleinkind	Aeby, 1879 Erwach- sener ♂	Aeby, 1879 Erwach- sener ♀	Ander- son, 1883 Erwach- sener
C_3	33,3	33,9	52,8	58,1	62,3
C_4	30,6	34,9	50,4	53,5	56,2
C_5	29,4	33,5	47,3	49,8	52,6
C_6	29,0	34,5	43,3	49,0	45,6
C_7	28,3	32,2	39,3	46,9	47,4
Th_1	28,1	33,9	44,4	50,5	53,0
Th_2	32,6	37,0	52,9	59,1	59,6
Th_3	36,0	43,5	57,0	62,1	66,9
Th_4	37,5	48,0	60,2	67,7	68,5
Th_5	38,3	47,4	62,9	65,9	68,7
Th_6	38,5	50,2	56,5	63,9	66,1
Th_7	39,5	51,0	52,8	58,0	64,2
Th_8	40,8	50,3	50,3	59,9	62,8
Th_9	39,4	48,8	51,4	61,6	61,8
Th_{10}	40,3	47,2	56,9	63,4	61,6
Th_{11}	40,1	45,2	49,8	58,6	60,0
Th_{12}	36,8	42,9	41,5	58,2	58,3
L_1	36,6	42,3	44,6	61,0	58,3
L_2	36,4	46,6	46,2	59,0	58,9
L_3	35,9	46,2	47,5	58,8	56,0
L_4	37,6	44,7	46,5	52,7	54,0
L_5	36,6	42,9	47,4	54,5	51,6
S_1	36,5	39,6	60,8	65,5	—
S_2	41,1	49,6	72,8	89,2	—
S_3	42,1	52,0	62,8	73,4	—
S_4	42,9	48,0	63,9	70,6	—
S_5	40,9	44,3	68,7	68,7	—
n	8	4	5	8	53

c) Vertiko-sagittale Wirbelkörperindizes
(Tab. 5 und 6, Abb. 4)

Die Höhen-Tiefen-Verhältnisse ergeben sich zwangsläufig aus den beiden schon besprochenen: $\frac{V}{S} = \frac{V}{T} : \frac{S}{T}$. Für die mittleren Em-

Tabelle 5.

Vertiko-sagittale Wirbelkörperindizes 80 menschlicher Feten

SSL	100	130	160	190	220	250	280	310	340
C_3	76,0	75,3	76,7	78,9	77,9	81,8	77,3	78,7	77,8
C_4	71,6	73,9	74,2	75,6	76,5	77,2	73,8	76,0	76,6
C_5	70,2	72,7	72,7	74,3	74,9	76,3	73,1	73,7	77,7
C_6	69,3	71,3	72,4	74,2	74,1	75,3	70,9	74,4	77,0
C_7	70,8	72,5	73,2	75,7	74,1	73,5	72,7	73,6	76,6
Th_1	69,9	71,5	73,5	76,9	75,2	73,1	73,4	74,0	78,1
Th_2	67,9	69,6	72,5	76,4	74,4	72,2	74,5	75,0	78,9
Th_3	67,3	69,8	71,6	77,6	73,1	69,8	74,7	74,2	78,6
Th_4	65,7	67,8	71,3	76,5	73,2	67,9	75,5	73,8	78,0
Th_5	64,1	68,5	70,0	76,2	72,6	66,1	74,7	73,2	77,2
Th_6	65,1	69,1	68,9	75,4	70,7	65,5	73,2	73,2	75,9
Th_7	65,0	70,2	68,8	75,4	71,3	65,6	72,8	73,6	75,1
Th_8	66,5	70,9	70,6	76,5	72,7	67,5	73,9	74,8	75,4
Th_9	69,5	73,9	73,5	79,4	75,5	69,0	75,7	76,5	76,5
Th_{10}	73,3	80,1	76,9	82,2	77,6	73,3	77,8	78,9	78,9
Th_{11}	77,0	82,6	81,3	85,4	81,6	77,5	81,0	80,7	81,6
Th_{12}	80,1	84,7	85,3	87,2	84,0	81,8	83,2	83,0	84,8
L_1	80,3	87,5	87,1	88,7	84,3	84,0	84,7	85,7	87,8
L_2	80,3	88,3	87,0	87,2	84,6	83,3	85,8	87,4	89,6
L_3	80,7	85,7	86,2	86,5	83,3	83,2	85,7	87,0	91,4
L_4	80,6	83,9	84,8	85,3	82,9	82,4	85,6	88,2	92,9
L_5	80,5	82,1	84,0	83,4	82,9	79,4	86,7	88,5	99,2
S_1	80,1	80,8	85,1	80,3	79,2	79,6	82,4	83,6	89,8
S_2	91,1	96,1	88,4	89,2	87,6	92,4	93,1	90,9	95,8
S_3	100,6	97,2	97,1	101,4	100,5	107,7	106,5	103,9	111,3
S_4	101,8	100,9	106,1	103,0	105,5	114,2	115,5	116,6	127,9
S_5	102,0	104,1	111,6	110,5	114,6	117,4	121,8	121,8	136,0
n	11	12	12	12	12	5	6	6	4

bryonalstadien ähnelt der Verlauf der Kurve dem einer Kettenkurve, d. h., die Indexwerte nehmen von den oberen Halswirbeln zu den mittleren Brustwirbeln hin ab, um dann gegen den Lendenbereich wieder anzusteigen. Mit zunehmendem Alter des Fetus ist der Abstieg immer weniger ausgeprägt, um schließlich beim Neugeborenen von C_3 bis Th_9 auf nahezu der gleichen Höhe zu verbleiben und erst von Th_{10} ab anzusteigen. Beim Erwachsenen ist der Kurvenverlauf

Tabelle 6. Vertiko-sagittale Wirbelkörperindizes.

Vergleichswerte für die postembryonale Entwicklung von den Verff. nach den Meßergebnissen anderer Autoren berechnet

	Aeby, 1879 Neu- geborener	Aeby, 1879 Klein- kind	Aeby, 1879 Erwach- sener ♂	Aeby, 1879 Erwach- sener ♀	Ander- son, 1883 Erwach- sener
C_3	63,9	63,9	81,3	91,7	81,6
C_4	57,8	61,7	78,6	86,6	77,7
C_5	56,9	59,2	77,0	82,0	74,7
C_6	55,1	62,7	74,1	82,6	64,6
C_7	56,5	62,5	69,1	78,8	71,0
Th_1	54,2	65,0	78,3	91,6	85,5
Th_2	56,8	64,6	90,2	94,6	95,5
Th_3	58,4	65,2	87,4	87,9	89,8
Th_4	56,3	64,1	78,8	81,3	80,9
Th_5	55,4	61,0	75,0	76,3	73,6
Th_6	54,7	63,6	65,3	70,2	70,7
Th_7	55,7	61,9	59,2	64,5	69,2
Th_8	56,7	58,8	56,6	64,9	67,0
Th_9	56,8	61,0	58,6	66,3	67,0
Th_{10}	60,7	62,2	67,5	72,4	71,4
Th_{11}	64,0	62,3	65,9	76,3	73,5
Th_{12}	64,4	64,4	58,0	77,8	78,7
L_1	67,0	63,9	62,7	86,0	82,3
L_2	65,2	69,7	66,2	84,8	81,2
L_3	64,9	70,8	69,6	86,5	72,6
L_4	68,4	72,3	68,9	78,2	77,2
L_5	66,7	69,1	70,7	82,6	74,5
S_1	68,5	66,7	97,9	104,5	—
S_2	72,6	81,4	—	134,3	—
S_3	73,8	91,7	—	150,0	—
S_4	82,4	93,1	—	179,2	—
S_5	76,6	106,1	—	208,6	—
n	8	4	5	8	28

etwas komplizierter, indem das Maximum im Lendenbereich gegenüber einem neuen im oberen Brustbereich zurücktritt.

Betrachtet man nun den Entwicklungsablauf an den einzelnen Wirbelkörpern in Abb. 4, so ist man über zwei Umstände über-

rascht: Bei einem Teil der Wirbel ist eine umwegige Entwicklung überhaupt nicht zu erkennen, bei dem anderen erfolgt die umwegige Entwicklung in umgekehrter Richtung wie bei den schon besprochenen sagitto-transversalen und vertiko-transversalen Indizes. Letztere Erscheinung läßt sich leicht erklären. Wie schon erwähnt, geht der Verlauf der vertiko-sagittalen Indizes zwangsläufig aus dem der beiden anderen hervor. Nun ist aber die umwegige Entwicklung

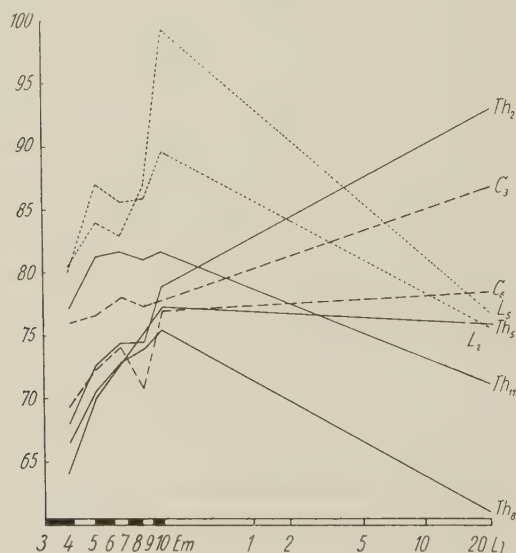


Abb. 4. Vertiko-sagittale Wirbelkörperindizes

bei den sagitto-transversalen Indizes ausgeprägter als bei den vertiko-transversalen, d. h., in der Beziehung $I_{vs} = I_{vt} : I_{st}$ nimmt I_{st} stärker ab als I_{vt} , der Quotient wird also größer.

Nicht umwegig entwickeln sich die Hals- und oberen Brustwirbelkörper, bei diesen nimmt das Höhen-Tiefen-Verhältnis kontinuierlich von der Embryonalzeit zum Erwachsenen hin zu. Es dürfte dies mit den in dieser Arbeit nicht berücksichtigten absoluten Wachstumsgrößen zusammenhängen: die Halswirbel nehmen weniger an Größe zu als etwa die Lendenwirbel, da ihre Tragfunktion geringer ist, die Höhe wird daher gegenüber der Tiefe in den Vordergrund treten können.

d) Sakrale Wirbel (Abb. 5)

Am Kreuzbein ist eine von den übrigen Wirbeln stark abweichende Entwicklung zu erwarten, die sich besonders in den vertiko-sagittalen Wirbelkörperindizes ausdrücken muß. Beim Fetus des vierten Monats sind Sagittal- und Vertikalmaße der Kreuzbeinwirbelkörper etwa gleich groß ($I_{vs} = 100$), beim ersten Sakralwirbel überwiegt sogar die Tiefe, wie bei den Lendenwirbeln. Beim Erwachsenen hingegen treten die Wirbelhöhen, bei S_5 sogar außerordentlich ($I_{vs} = 209$), in den Vordergrund. Wichtig ist hier festzustellen, daß dieser Umgestaltungsprozeß bereits in der Embryonalzeit beginnt.

Umwegige Entwicklungsprozesse finden sich am Kreuzbein nur noch bei S_1 und kommen auch hier nur in den sagitto-transversalen und vertiko-transversalen Indizes zum Ausdruck.

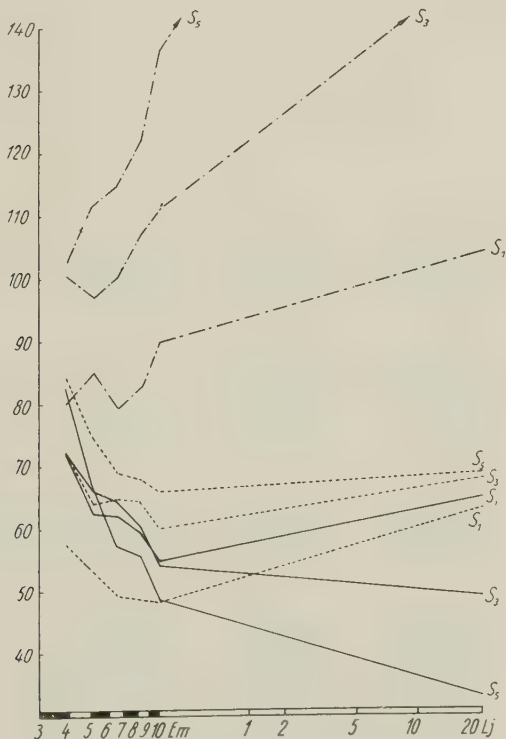


Abb. 5. Sakralwirbelkörper

———— sagitto-transversale, — — — — — vertiko-transversale, — · — · — · — vertiko-sagittale Wirbelkörperindizes

e) Variation und Signifikanz

Die in den Tabellen 1 bis 6 und den vorangehenden Abbildungen dargestellten Indizes wurden nicht als arithmetisches Mittel der Indizes der einzelnen untersuchten Wirbelkörper, sondern aus den arithmetischen Mitteln der Wirbelkörpermaße der einzelnen Altersgruppen gewonnen. Dies bedeutete eine Vereinfachung des Rechnungsverfahrens und gleichzeitig eine Verminderung des Einflusses extremer Werte. Dafür mußte in Kauf genommen werden, daß Auskünfte über die Variabilität der Indizes nicht ohne weiteres möglich sind. Um jedoch einen Einblick in die Variation zu gewinnen, haben wir willkürlich eine Wirbelgruppe herausgegriffen (C_6) und bei dieser für alle 80 gemessenen Wirbelkörper den sagitto-transversalen Wirbelkörperindex ermittelt. Für die von uns gebildeten 9 Gruppen der Scheitel-Steiß-Länge wurden aus diesem Zahlenmaterial jeweils die arithmetischen Mittel, die mittleren quadratischen Abweichungen und die Extremwerte festgestellt. Die graphische Darstellung in Abb. 6 stellt einen Kompromiß dar: In anatomischen Publikationen ist immer noch die in der wissenschaftlichen Statistik längst verlassene „mittlere Variation“ üblich. Wir wollten diesem Bedürf-

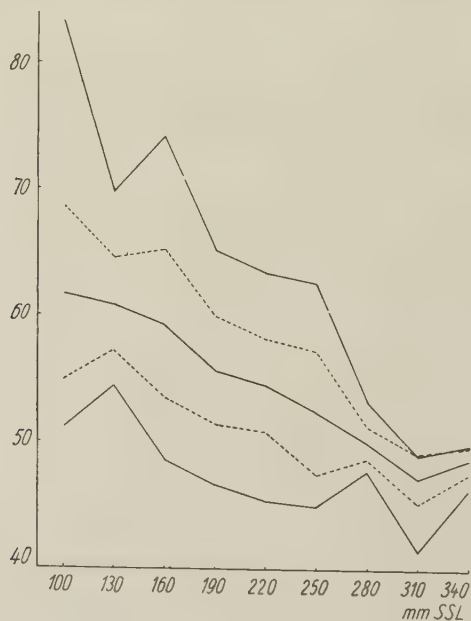


Abb. 6. Sagitto-transversale Wirbelkörperindizes von C_6

— arithmetisches Mittel und beobachtete Extremwerte, — — — 50%-Grenzen

nis nach Angabe der 50-%-Grenzen Rechnung tragen, dabei aber nicht von der mittleren quadratischen Abweichung abgehen und legten daher den 50-%-Spielraum unter Berücksichtigung der Flächenverteilung der Normalkurve zu $\bar{x} \pm 0,6745\sigma$ fest (eine Differenzierung nach der Zahl der Freiheitsgrade unterblieb). Den äußeren Kurven liegen jedoch nicht die 3σ -Grenzen, sondern die tatsächlich beobachteten Extremwerte zugrunde. Die Mittelwerte der Abb. 6 differieren leicht von den in Tabelle 1 für C_3 gegebenen, was jedoch aus dem unterschiedlichen Rechnungsgang erklärbar ist (etwas asymmetrische Variation der Indexzahlen).

Die folgende Signifikanzprüfung mußte vorweg berücksichtigen, daß die neun Embryonengruppen nach der Scheitel-Steiß-Länge gebildet waren, also einem Maße, das einerseits mit einem Meßfehler behaftet ist, zum anderen aber mit dem Alter zwar stark, aber natürlich nicht hundertprozentig korreliert. Es war daher von vornherein nicht zu erwarten, daß sich zwei benachbarte Mittelwerte signifikant unterscheiden. Es kommt aber für den Beweis der umwegigen Entwicklung nicht darauf an, daß jeweils zwei benachbarte Mittelwerte signifikant verschieden sind, sondern daß

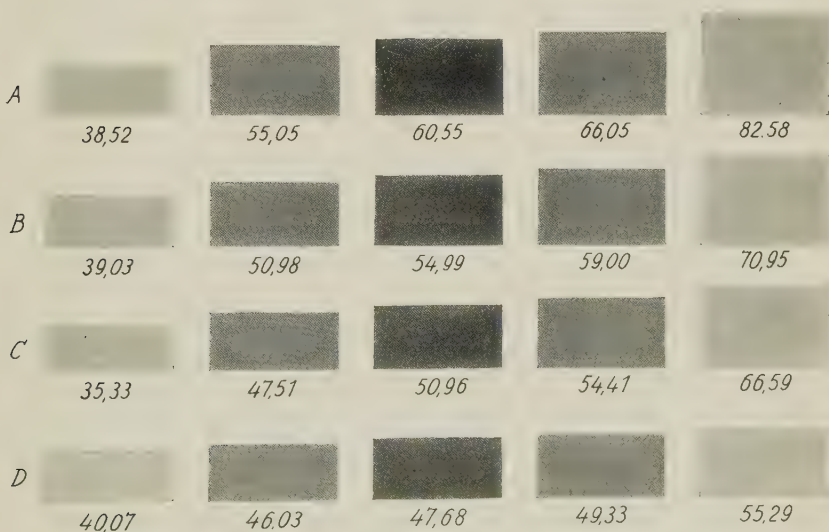


Abb. 7. Schematische Darstellung der Variation des sagitto-transversalen Wirbelkörperindex in der Fetalentwicklung des sechsten Halswirbels: arithmetisches Mittel, 50-%- und 99-%-Bereich. Gruppen A, B, C, D wie in Tabelle 7. Die Grenzen für den 50-%- und 99-%-Bereich wurden als Vielfache von σ unter Zugrundelegung von t-Verteilungen berechnet

überhaupt ein kontinuierliches Gefälle in der Indexverteilung bei zunehmender Scheitel-Steiß-Länge besteht. Dafür gibt es mehrere Möglichkeiten: z. B. der Nachweis einer hohen negativen Korrelation zwischen Index und SSL, oder der t -Test. Wir wählten den letzteren Weg nach Anwendung eines kleinen Kunstgriffes. Bei der Einteilung der 80 Embryonen in 9 Längengruppen werden die Freiheitsgrade für die einzelnen Gruppen zu klein, um einen Nachweis der Signifikanz für benachbarte Gruppen führen zu können, es wurden daher die 9 Gruppen zu 4 zusammengefaßt: Gruppe A = 90 bis 170, B = 180 bis 230, C = 240 bis 290, D = 300 bis 350 (mm SSL). Nach Festlegung der statistischen Parameter wurde für je zwei Mittelwerte (also 6mal) ein t -Test nach der Formel:

$$t = \frac{\bar{x}' - \bar{x}''}{\sqrt{\frac{\sum (x_i' - \bar{x}')^2 + \sum (x_i'' - \bar{x}'')^2}{N_1 + N_2 - 2}}} \cdot \sqrt{\frac{N_1 \cdot N_2}{N_1 + N_2}}$$

durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 7 niedergelegt. Da beim Vergleich der Mittelwerte nicht die Signifikanz der Differenz schlechthin, sondern die Frage zu prüfen war, ob der zur älteren Embryonengruppe gehörende Mittelwert des Index kleiner ist, liegt eine einseitige Fragestellung vor und wurden die Überschreitungswahrscheinlichkeiten nach den entsprechenden Regeln abgelesen. Das Ergebnis der Signifikanzprüfung ist ein eindeutiger Beweis für den beschriebenen Entwicklungsvorgang an den Wirbel-

Tabelle 7. Signifikanzprüfung für die sagitto-transversalen Wirbelkörperindizes des sechsten Halswirbels. Erläuterung im Text

Gruppe	N	\bar{x}	$\sum (x_i - \bar{x})^2$	σ
A: 90—170 mm SSL	35	60,55	2216,74	8,07
B: 180—320 mm SSL	24	54,99	789,00	5,86
C: 240—290 mm SSL	11	50,96	242,68	4,93
D: 300—350 mm SSL	10	47,68	49,40	2,34

$$t_{AB} = 2,887, \text{ bei } 57 \text{ FG: } P < 0,5 \%$$

$$t_{BC} = 1,983, \text{ bei } 33 \text{ FG: } P < 5 \%$$

$$t_{CD} = 1,871, \text{ bei } 19 \text{ FG: } P < 5 \%$$

$$t_{AD} = 4,946, \text{ bei } 43 \text{ FG: } P < 0,05 \%$$

$$t_{AC} = 3,810, \text{ bei } 44 \text{ FG: } P < 0,05 \%$$

$$t_{BD} = 3,798, \text{ bei } 32 \text{ FG: } P < 0,05 \%$$

körpern, da alle vier Mittelwerte voneinander signifikant verschieden sind. Für die benachbarten Werte: B gegenüber C und C gegenüber D beträgt die Überschreitungswahrscheinlichkeit zwar nur 5%, die übrigen vier Differenzen sind jedoch auf dem 0,5 oder 0,05-%-Niveau gesichert. Dies ist für biologische Daten eine sehr hohe Signifikanz. Nachdem der Nachweis so eindeutig für den willkürlich herausgegriffenen Wirbel C_6 möglich war, dieser Wirbel als Stichprobe für die 26 anderen in unserer Arbeit berücksichtigten Wirbel aus der gleichen Grundgesamtheit von 80 Feten gelten kann, wird sich ein Nachweis der Signifikanz für die anderen Wirbel erübrigen.

f) Diskussion

Die vorliegende Untersuchung widerlegt zwei bisher geltende Ansichten: einmal, daß die embryonalen Wirbelkörper keine Differenzierung aufwiesen und zum anderen, daß die spezifische Gestalt der Wirbelkörper als funktionelle Anpassung zu erklären sei.

Daß man an den embryonalen Wirbelkörpern keine Gesetzmäßigkeiten der Proportionsentwicklung erkannt hat, lag im wesentlichen an der verwendeten Untersuchungstechnik: man beschränkte sich auf die qualitative Betrachtung oder auf absolute Maße. Zweifellos sind beim Fetus die absoluten Maße viel weniger verschieden als beim Erwachsenen, die einzelnen Wirbel sind nahezu gleich groß. Diese gleiche Größe führte zu dem voreiligen Schluß, daß sie auch die gleiche Gestalt haben müßten. Erst die Berechnung von Indizes zeigte die Gestaltsunterschiede auf. Die Ergebnisse förderten die Einsicht zutage, daß die Proportionen des einzelnen Wirbelkörpers im vierten Fetalmonat bereits grundsätzlich denen des Erwachsenen entsprechen.

Die Lehre von der funktionellen Gestalt der Wirbelkörper berücksichtigte nur die postnatale Entwicklung und konnte für diesen Abschnitt den Einfluß der Funktion für die Ausbildung der spezifischen Form aufzeigen. Dieser Teil bleibt natürlich unbestritten. Problematisch wird die Aussage dann, wenn man die spezifische Gestalt der Wirbelkörper nur auf postnatale funktionelle Reize zurückführen wollte. Denn unsere Untersuchungen zeigten, daß die spezifische Form bereits im vierten Embryonalmonat grundsätzlich vorhanden ist, sie kann also nur als phylogenetische, nicht aber als ontogenetische Erwerbung interpretiert werden.

Zusammenfassung

Untersuchungen an 80 menschlichen Feten von 90 bis 350 mm SSL konnten eine umwegige Entwicklung an den Wirbelkörpern nachweisen. Diese tritt besonders deutlich in den sagitto-transversalen Wirbelkörperindizes hervor, die vom vierten Embryonalmonat zur Geburt hin kleiner werden, um im postnatalen Leben wieder zur Größe des vierten Embryonalmonats zurückzukehren. Nur in den Brustwirbeln geht die Rückentwicklung noch über die ursprünglichen fetalen Größen hinaus. Damit ist die bisher geltende Ansicht, daß die Wirbelkörper im Fetalleben weitgehend undifferenziert sind und sich die funktionelle Struktur erst postnatal ausbildet, widerlegt. Die fetale Abnahme des sagitto-transversalen Wirbelkörperindex wird für eine Überschreitungswahrscheinlichkeit von weniger als 0,05% statistisch gesichert.

Schrifttum

- Aeby, Ch.: Die Altersverschiedenheiten der menschlichen Wirbelsäule. *Arch. Anat. Physiol.* **1879**, 77.
- Anderson, R. I.: Observations on the diameters of human vertebrae in different regions. *J. Anat. Physiol.* **17** (1883) 341.
- Bardeen, Ch. R.: Studies of the development of the human skeleton. *Amer. J. Anat.* **4** (1905) 265.
- Broman, J.: Normale und abnorme Entwicklung des Menschen. Bergmann, Wiesbaden 1911.
- Clara, M.: Entwicklungsgeschichte des Menschen. 4. Aufl. Quelle u. Meyer, Heidelberg 1949.
- Cyriax, E. F.: On certain absolute and relative measurements of human vertebrae. *J. Anat. Physiol.* **54** (1920) 305.
- Dziallas, P.: Entwicklungsvorgänge an der fetalen und jugendlichen Wirbelsäule. *Anat. Seminar München* (hrsg. T. von Lanz) **4** (1959) 39–41.
- Hasselwander, A.: Bewegungssystem, in: Peter, K., Wetzell, G., und Heidenreich, F.: *Handbuch der Anatomie des Kindes.* **2** (1938).
- Hipp, E.: Die embryonale Entwicklung der Retroposition und Retroversion der Kniegelenkskörper. *Z. Anat.* **117** (1953) 346–381.
- Die embryonale Entwicklung der Kniegelenkskörper. *Morphol. Jb.* **95** (1955) 519–549.
- Lippert, H.: Zur spätembryonalen Entwicklung der Wirbelkörper des Menschen. *Anat. Seminar München* (hrsg. T. von Lanz) **4** (1959) 33–38.
- Zur Methodik der graphischen Darstellung spätembryonaler Entwicklungsvorgänge (im Druck) (1960).
- Lippert, H., und P. Dziallas: In Vorbereitung.
- Martin, R.: *Lehrbuch der Anthropologie.* 3. Aufl. von K. Saller. Fischer, Stuttgart 1957.

- Mayet, A.: Die embryonale Entwicklung der Gelenkkörper des menschlichen Hüftgelenkes. Med. Diss. München (1950).
- Zur Entwicklung des Hüftgelenkes. Verh. Anat. Ges. 50. Vers. Marburg (1952) 322—328.
- Minot, Ch. S.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Veit u. Co., Leipzig 1894.
- Moser, E.: Über das Wachstum der menschlichen Wirbelsäule. Med. Diss. Straßburg (1889).
- Nauck, E. Th.: Über umwegige Entwicklung. Morph. Jb. **66** (1931) 65.
- Die funktionelle Gestalt der Brustwirbelkörper. Morph. Jb. **70** (1932) 443.
- Die Entwicklung der Brust- und Lendenwirbelkörper. Morph. Jb. **83** (1939) 601.
- Neuere Befunde über umwegige Entwicklung und deren Bedeutung für eine Regionenentwicklung des Körpers. Morph. Jb. **85** (1941) 268.
- Ravenel, M.: Die Maßverhältnisse der Wirbelsäule und des Rückenmarks beim Menschen. Z. Anat. **2** (1877) 334.
- Töndury, G.: Entwicklungsgeschichte und Fehlbildungen der Wirbelsäule. Hippokrates, Stuttgart 1958.
- Tudyka, J.: Maße und Proportionen an den normalen Wirbelkörpern der Brust- und Lendenwirbelsäule. Med. Diss. Breslau (1933).
- Weber, E.: Grundriß der biologischen Statistik. 3. Aufl. Fischer, Jena 1957.

Prof. Dr. Paul Dziallas
 Dr. Dr. Herbert Lippert
 Anatomisches Institut
 München 15, Pettenkoferstraße 15

Buchbesprechung

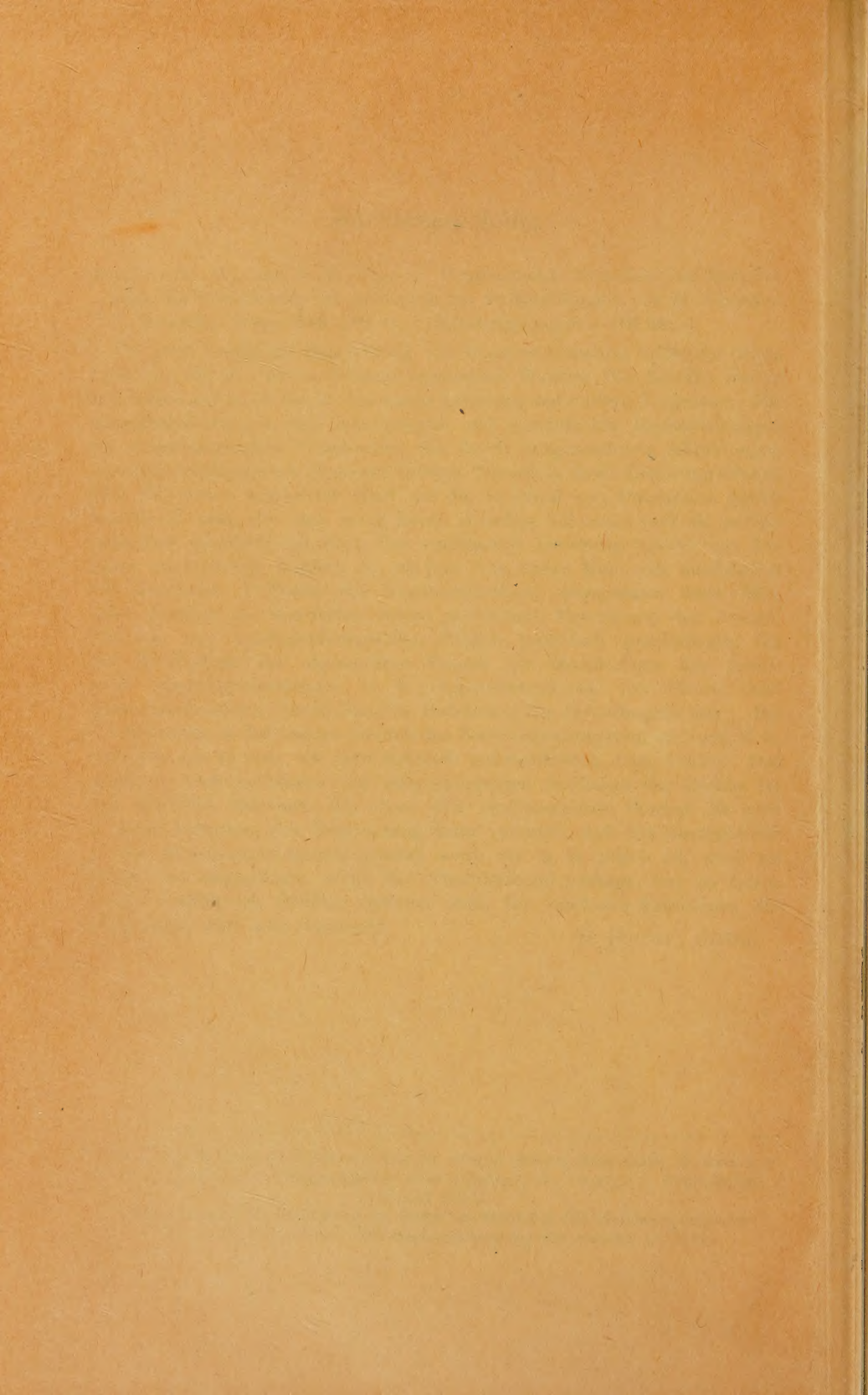
Marinelli, W., und A. Strenger, Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. III. Lieferung mit 88 Abbildungen von M. Wimmer. F. Deuticke, Wien 1959. DM 51,— (Subskriptionspreis DM 46,—).

Die jetzt vorgelegte Bearbeitung von *Squalus acanthias* bildet die dritte Lieferung des in weitem Rahmen angelegten Werkes. Die Autoren halten sich bisher genau an das in der ersten Lieferung entworfene Programm: Die Einzelbearbeitungen sind sehr genaue und durchdachte Kursanleitungen zur makroskopischen Präparation, die durch ausgezeichnete Abbildungen von Originalpräparaten illustriert werden. Gerade in dieser Lieferung scheint dem Referenten besonderer Wert auf die Auswahl von Präparaten gelegt worden zu sein, die man sonst kaum zu sehen bekommt und die außerordentlich eindrucksvoll sind. Die vorliegende Lieferung weicht von den bisher erschienenen insofern ab, als hier zum ersten Male sehr ausführlich auf allgemeine Probleme der Kopfmorphologie eingegangen wird. Man spürt deutlich die besondere innere persönliche Beteiligung des Autors, der sich mit kopfmorphologischen Fragen mehrfach beschäftigte, bei der Behandlung der elementaren Fragen der Morphologie des primitiven Gnathostomenkopfes (z. B. Gegenüberstellung von Neuro- und Splanchnokranium, morphologische Bedeutung des Hyoidbogens usw.). Bei der Behandlung der Organe kommt das Zentralnervensystem zu kurz, d. h. man geht nur so weit, wie man mit dem unbewaffneten Auge kommt. Das gänzliche Außerachtlassen des mikroskopischen Aufbaues der Organe ist eine deutliche Schwäche des sonst sehr verdienstlichen Werkes. Es wird in dieser Lieferung eine Begründung dafür versucht, daß das Bindegewebe zu den Beziehungssystemen gezählt wird, die m. E. falsch ist, doch sei darauf erst eingegangen, wenn der Abschlußband vorliegt, der zu diesen Fragen ausführlich Stellung nehmen muß. Ein rascheres Erscheinen der Lieferungen wäre sehr erwünscht.

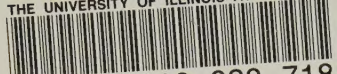
H. Hofer, Gießen

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle(Saale), Gr. Steinstr. 51
Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstr. 8
Fernruf 2 78 36

Lizenz-Nr. 50345 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik
Herstellung: III-9-5 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1 1623



THE UNIVERSITY OF ILLINOIS



3 8198 316 038 718

